

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES
JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve

★

Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. DABELOW in Mainz, Dr. STARCK in Frankfurt/Main

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn

★

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER

MÜNSTER

UND

PROF. DR. G. HERTWIG

HALLE (S.)

★

93. BAND

MIT 161 ABBILDUNGEN UND 14 DIAGRAMMEN IM TEXT



LEIPZIG 1954
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.

Inhalt des Dreiundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben im August 1953

<i>W. Kirsche</i> , Hermann Stieve †	1
<i>Alexander Puff</i> , Das zeitliche Auftreten der Kernschwellung bei der Helladaptation der Froschnetzhaut. Mit 2 Abbildungen im Text	14
<i>Herbert Brettschneider</i> , Über den Papillarkörper der cutanen Schleimhäute (Zunge, Lippe, Augenlid). Mit 11 Abbildungen im Text	22
<i>Johannes Rohen</i> , Morphologische Studien zur Funktion des Lidapparates beim Menschen. Mit 25 Abbildungen im Text.	42
<i>Kurt S. Ludwig</i> , Die Frühentwicklung des Dens epistrophei und seiner Bänder beim Menschen. Mit 20 Abbildungen im Text	98

Zweites Heft

Ausgegeben im April 1954

<i>Klaus Niessing</i> , Alfred Benninghoff †	113
<i>Heinrich Adolphi und Manfred Lüdicke</i> , Die Blutversorgung im Gehirn der Schlangen. Mit 13 Abbildungen im Text	129
<i>H. Rollhäuser</i> , Der Einfluß der funktionellen Beanspruchung auf die Feinstruktur der Sehne. Mit 2 Abbildungen im Text	153
<i>H. Rollhäuser</i> , Zur Elastizität der menschlichen Aorta. Mit 6 Abbildungen im Text	170

Drittes Heft

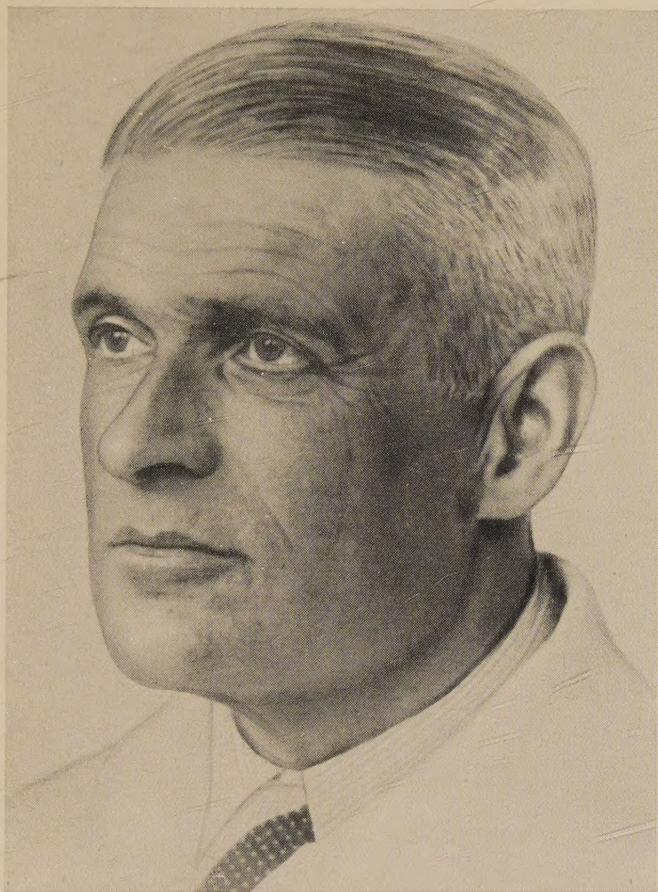
Ausgegeben im Juli 1954

<i>F. Preuß</i> , Untersuchungen zu einer funktionellen Betrachtung des Myometriums vom Rind. Mit 41 Abbildungen im Text	193
--	-----

Viertes Heft

Ausgegeben im August 1954

<i>Norbert Nikolai</i> , Über die oberflächliche Facialismuskulatur des Schweines (<i>Sus scrofa</i>). Mit 12 Abbildungen im Text . .	321
<i>Günter Knecht</i> , Untersuchung und Vergleich der motorischen Hirnnervenerkerne bei einigen Vögeln. Mit 14 Abbildungen im Text und 14 Diagrammen	364
<i>Helmut Pfeifer</i> , Über den Torus Mandibularis der Nagetiere. Mit 8 Abbildungen im Text	400
<i>Heinz Stephan</i> , Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. II. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Hausform von <i>Epimys norvegicus</i> Erxl. Mit 7 Abbildungen im Text	425



H. Lee.

Hermann Stieve †

*Rede, gehalten anlässlich der Gedenkfeier im Anatomischen Institut der
Humboldt-Universität zu Berlin am 15. September 1952*

Von

W. Kirsche

In dieser heutigen Feierstunde ergreife ich als einer der letzten Schüler und Mitarbeiter Hermann Stieves das Wort, um mit dem Gefühl aufrichtiger Verehrung und Dankbarkeit des lieben großen Toten zu gedenken.

Am 3. September hatte Hermann Stieve, wie gewohnt, in den späten Abendstunden sein Institut verlassen, nachdem er an diesem Tage sein großes Referat für die im Oktober 1952 in München stattfindende Gynäkologentagung fertiggestellt hatte. Niemand ahnte, daß Hermann Stieve das letzte Mal in seinem Institut gearbeitet hatte. Noch am gleichen Abend in dem glücklichen Bewußtsein, eine große Arbeit fertiggestellt zu haben, und in der Vorfreude auf die Gynäkologentagung in München erkrankte er in seiner Wohnung schwer an einer Hirnblutung. In den Abendstunden des 6. September hat dann der Tod mit wirklich sanfter Hand diesen frischen, geistig regen Mann aus vollem Schaffen hinweggerissen. Umgeben von seiner geliebten Gattin, seinen Kindern und von Ärzten, die seine Schüler waren, ging er von dieser Welt.

In Hermann Stieve betrauern wir einen hochverehrten und außerordentlich geschätzten Menschen, einen überragenden Forscher und einen weit über Deutschlands Grenzen hinaus bekannten Wissenschaftler. Sein Leben war reich an Taten, sein Schaffen, sein Streben galt unermüdlich der Wissenschaft und seinen Studenten. Es ist keine leichte Aufgabe, in kurzer Zeit dieses außergewöhnlich tatenreiche Leben zu würdigen; denn Hermann Stieve war nicht nur ein weitbekannter Anatom, nicht nur ein anerkannter Zoologe, nicht nur ein hervorragender Lehrer, sondern er war auch eine überragende Persönlichkeit, ein Mann, zu dem man aufblicken konnte, der Vorbild war, und einer der wirklich großen Führer der Wissenschaft.

Professor Dr. med. et phil. Hermann Stieve wurde am 22. Mai 1886 als Sohn des ordentlichen Professors der Geschichte an der Technischen Hochschule in München, Dr. Felix Stieve, geboren. Schon in seiner frühesten Jugend regte sich bei ihm seine Liebe zur lebendigen Natur, die ihm durch sein ganzes Leben in großer Stärke erhalten blieb. Nach Besuch des Humanistischen Gymnasiums in München begann er in seiner Vaterstadt das Studium der Medizin und bestand dann 1911 das medizinische Staatsexamen und sein Doktorexamen. Schon während seines Studiums entdeckte Hermann Stieve seine Neigung zur wissenschaftlichen theoretischen Medizin, geboren aus seiner steten Liebe zur lebendigen Natur. Die praktische Medizin konnte nicht seine restlose, uneingeschränkte Begeisterung finden; denn einem dem Tode Geweihten die Hand zu drücken, ihm zu versichern, daß alles gut stehe, das war nicht seine Sache. Deshalb wurde Stieve sofort nach seinem Staatsexamen am 1. Januar 1913 Assistent am Anatomischen Institut der Universität München. Hier unter seinem von ihm stets hochverehrten Lehrer Rückert, der seine wissenschaftliche Entwicklung weitgehend beeinflußte, wuchs sein Interesse für die exakte Morphologie sehr rasch.

Während des Weltkrieges wurde seine wissenschaftlich-theoretische Tätigkeit für kurze Zeit durch praktische ärztliche Tätigkeit im Felde unterbrochen. Daß Stieve aber niemals einseitiger Morphologe war, sondern stets die gesamten Probleme der Medizin im Auge behielt, erkennen wir an der Tatsache, daß er während der Zeit, wo er ärztlichen Dienst im Felde versah, wissenschaftliche Untersuchungen über Typhusschutzimpfungen mit dem Russel'schen Impfstoff durchführte und darüber zwei wissenschaftliche Arbeiten veröffentlichte. Während seiner Tätigkeit als Assistent bei Johannes Rückert in München erkannte dieser in Hermann Stieve bald einen außerordentlich befähigten jungen Forscher, den er in jeder Weise förderte, so daß sich Hermann Stieve bereits 1918 in München für das Fach Anatomie habilitieren konnte. Noch im gleichen Jahr erfolgte eine Berufung Hermann Stieves als zweiter Prosektor an das Anatomische Institut der Universität Leipzig. Hier war die Bekanntschaft mit dem damaligen Direktor des Instituts, dem berühmten und weitbekannten Anatomen Hans Held, für Stieves wissenschaftlichen Werdegang von ausschlaggebender Bedeutung. Wenn auch Hermann Stieve selbst stets Johannes Rückert als seinen eigentlichen Lehrer bezeichnet

hat, von dem er auch tatsächlich viel für den Ausbau seines Unterrichts, besonders der praktischen Übungen, übernommen und nach eigenen Methoden weiter ausgebaut hat, so war doch die Arbeit mit Held in Leipzig nicht weniger befruchtend für sein späteres Leben. In Held fand Hermann Stieve einen hervorragenden Lehrer, von dem er selbst gern erzählte und dem er bis in seine letzten Tage ein treues Gedenken bewahrte. Helds Anschauungen, besonders auf dem Gebiete der Neurohistologie des zentralen Nervensystems, hat Stieve stets verteidigt, weil er von den Präparaten Helds, die er in Leipzig bewundern konnte, beeindruckt war. Nach dreijähriger Tätigkeit bei Hans Held in Leipzig erhielt Stieve 1921 am 1. April als 34jähriger einen Ruf auf den Lehrstuhl für Anatomie an die Universität Halle als Nachfolger des berühmten Altmeisters der Entwicklungsmechanik Wilhelm Roux. Er wurde damit jüngster Ordinarius aller damaligen Medizinischen Fakultäten Deutschlands. Einen gleichzeitigen Ruf nach Graz lehnte er ab. In Halle entfaltete Stieve, obwohl er durch die erstmalige Übernahme des Ordinariats für Anatomie an dieser Universität und die damit verbundenen Geschäfte der Institutsleitung außerordentlich belastet war, sofort eine rege wissenschaftliche Tätigkeit, und in diesem ersten Jahr seines Hallenser Wirkens erschienen bereits mehrere fundamentale Arbeiten über Hodenzwischenzellen, Umwelteinflüsse auf die Ovarien verschiedener Amphibien, Entwicklung der Keimzellen des Grottenolms und vor allem eine Kritik der Steinachschen Pubertätslehre.

Was die Zeit seiner Tätigkeit in Halle betrifft, so sei noch besonders der festen und innigen Freundschaft und Arbeitsgemeinschaft mit dem Gynäkologen Hugo Sellheim gedacht. Diese Freundschaft ist ebenfalls wieder entscheidend für Stieves wissenschaftliches Wirken geworden. Seine ausgedehnten Untersuchungen über den Bau der weiblichen Genitalorgane sind durch diese Freundschaft weitgehend gefördert worden. Nicht nur als Wissenschaftler, nicht nur als Lehrer, sondern auch als eine überragende Persönlichkeit wurde Hermann Stieve sehr bald in Halle von vielen Seiten geschätzt und geehrt. So ist es verständlich, daß im Jahre 1933 seine Wahl zum Rektor der Universität Halle-Wittenberg erfolgte und er damals sogar gleichzeitig den Vorsitz der Deutschen Rektorenkonferenz übernahm.

Nachdem Hermann Stieve 14 Jahre lang unermüdlich mit einer gewaltigen Arbeitsenergie die Hallenser Anatomie in bester

Weise geleitet hatte und inzwischen 138 zum Teil ganz umfangreiche wissenschaftliche Arbeiten erschienen waren, erreichte ihn im Jahre 1935 ein Ruf als ordentlicher Professor für Anatomie nach Berlin als Nachfolger von Rudolf Fick. Erstmals in Berlin vereinigte er beide Institute, das Anatomische und das Anatomisch-biologische, unter seiner Leitung. Hier in Berlin hat sich Hermann Stieve in unermüdlichem Fleiße, man kann wohl sagen, sein Institut geschaffen. Ein Mann von Stieves Arbeitskraft, beseelt von einem starken Willen, konnte verhältnismäßig leicht alle Schwierigkeiten, die sich durch die Vereinigung beider Institute verständlicherweise ergaben, überwinden. Grundsätzlich konnten Hermann Stieve Schwierigkeiten überhaupt niemals abschrecken, im Gegenteil wurden sie Ansporn zu weiterer intensiver Arbeit. Wer so wie ich das Glück hatte, mit Hermann Stieve mehrere Jahre zusammen arbeiten zu dürfen, wird die gewaltige Arbeit, die er bewältigte, ermessen können und die Arbeitsenergie bewundern, die er Tag für Tag unermüdlich in seinem Institut entfaltete.

Außerordentlich rasch war Stieve durch seine wissenschaftlichen Leistungen weit über Deutschlands Grenzen hinaus bekannt und berühmt geworden, aber nicht nur diese wissenschaftlichen Leistungen sind es, die wir bewundern, sondern vor allem seine erstaunliche Vielseitigkeit in seinem Arbeitsgebiet. Seine unermüdliche Sorge galt neben seinen wissenschaftlichen Bestrebungen in erster Linie seinem Institut. Hier war er ständig zugegen, an Werktagen von morgens gleich nach 7 Uhr bis abends spät, des öfteren auch an Feiertagen oder Sonntagen. Unermüdlich kümmerte er sich um jede Einzelheit, die sein Institut betraf, es war ihm zur zweiten Heimat geworden. Wie sehr er mit diesem Institut verwachsen war, zeigt, mit welcher Treue er bis zuletzt trotz mancher Schwierigkeiten, die in unserer Stadt durch die besonderen Verhältnisse gegeben sind, hier im Hause seine Amtsgeschäfte führte. Ihm vor allem ist es zu danken, daß in den schweren Tagen des Jahres 1945 das Institut nicht Opfer der Kriegereignisse wurde. Täglich suchte er unter persönlicher Gefahr dieses Haus auf, um nach dem Rechten zu sehen. Als die Fahrverbindung zwischen seiner Wohnung in Berlin-Dahlem und dem Institut nicht mehr gegeben war, legte er diese Strecke täglich zu Fuß zurück, so sehr war ihm dieses Haus ans Herz gewachsen. Mit eiserner Energie hat er dann dafür gesorgt, daß das schwer zerstörte Institut weit-

gehend wieder aufgebaut und instandgesetzt wurde. Seinen unermüdlichen Bemühungen ist es zu verdanken, daß in diesem Hause bis zu seinem Tode der Unterricht in altgewohnter Weise mit kaum irgendwelchen Einschränkungen durchgeführt werden konnte. Das ist bei den zeitbedingten Schwierigkeiten eine erstaunliche Leistung gewesen, für die ihm besonders seine Studenten immer dankbar waren.

Die wissenschaftlichen Leistungen Hermann Stieves im Rahmen dieser kurzen Gedächtnisstunde erschöpfend zu würdigen, ist nicht möglich und soll an anderer Stelle in Form eines Nachrufes erfolgen. Auf einige grundlegende wissenschaftliche Untersuchungen soll aber im folgenden doch hingewiesen werden. Hermann Stieve hat 256 meist umfangreiche wissenschaftliche Arbeiten herausgegeben, die zum großen Teil vollkommen neue Tatsachen brachten. Außerdem hat er größere Handbuchbeiträge geschrieben und einige Monographien veröffentlicht. Sein Hauptinteresse galt von jeher dem Fortpflanzungsproblem, sowohl in morphologischer als auch in physiologischer Hinsicht. Sehr viele Ergebnisse dieser Arbeiten finden sich heute in vielen Lehr- und Handbüchern der Gynäkologie und Geburtshilfe. Außerordentlich treffend hat Geheimrat Stoeckel das Wirken Hermann Stieves für die praktische Medizin, besonders für die Gynäkologie und Geburtshilfe charakterisiert, indem er Hermann Stieve anlässlich der Feier seines 60. Geburtstages den „Anatomen der Gynäkologen“ nannte.

Bekannt sind Hermann Stieves ausgedehnte Untersuchungen an verschiedenen Amphibien, Vögeln und Säugerarten, in denen er eingehend Ei- und Samenreifung schildert. In diesem Zusammenhang sei besonders an die sehr schönen Untersuchungen über Ei- und Samenbildung des Grottenolmes erinnert. Vielfach wird in diesen Untersuchungen auf Umwelteinflüsse, welche die Eireifung beeinträchtigen können, ausführlich eingegangen. Er hat gezeigt, daß sich die Eierstöcke verschiedener Tierarten stark zurückbilden, wenn die betreffenden Tiere unter ungünstigen äußeren Bedingungen gehalten werden. Besonders schädlich wirkten sich nach den Beobachtungen starke nervöse Erregung und übermäßige Ernährung aus. Im Rahmen dieser Untersuchungen zeigte Hermann Stieve, daß die Keimdrüsen auch durch Genußmittel wie Alkohol und Coffein in schwerster Weise geschädigt werden können. Auch hohe Außentemperatur zeigte schädigenden Einfluß

auf die Tätigkeit der Keimdrüsen, wobei die weiblichen Tiere stets wesentlich empfindlicher waren als männliche Individuen der gleichen Art.

Später lieferte Hermann Stieve in wirklich ganz hervorragenden Untersuchungen an Hand einzigartiger Präparate den Beweis, daß auch die Keimdrüsen des Menschen durch äußere Einflüsse, besonders durch Angst und Aufregungen, in nachweisbarer Form geschädigt werden können, jeweils erkenntlich an schweren Rückbildungserscheinungen. Dadurch gewannen die Untersuchungen Stieves große Bedeutung nicht nur für die anatomische Wissenschaft selbst, sondern vor allem auch für die praktische Medizin. So konnten durch diese Untersuchungen alle jene Veränderungen erklärt werden, die beim Menschen nach starker psychischer Erregung auftreten und sich beim Mann in Störungen der Potenz und bei der Frau in mehr oder weniger schweren Störungen der Regel zeigen. Es gelang ihm der Nachweis, daß der Uterus des Menschen unter dem unmittelbaren Einfluß des Nervensystems steht. So hat Stieve nervös bedingte „Schreckblutungen“ bei vielen Frauen beschrieben und exakt morphologisch untersucht.

Mehrere Arbeiten beschäftigen sich mit dem Bau des menschlichen Skeletts und eine weitere Arbeit auch mit der Entwicklung der Gliedmaßen von *Lazerta agilis*.

Geradezu grundlegend sind jene Untersuchungen Hermann Stieves, die sich mit den Schwangerschaftsveränderungen der weiblichen Geschlechtsorgane beschäftigen. Die hervorragenden Abbildungen dieser und auch aller anderen Arbeiten, die fast sämtlich von der auf ihrem Gebiet einzigartigen Künstlerin Berta Neresheimer gezeichnet sind, wurden in zahlreiche Lehrbücher übernommen. In diesen Arbeiten gelang es Hermann Stieve, u. a. nachzuweisen, daß sich in der Wand des Uterus während der Schwangerschaft nicht nur die sogenannten Stammesmuskelzellen gewaltig vergrößern, sondern auch in großer Menge neue Muskelzellen aus Histiocyten, Adventitiazellen, Lymphocyten und Fibrocyten neugebildet werden.

Die Veröffentlichung seiner prachtvollen Arbeit „Der Halsteil der menschlichen Gebärmutter, seine Veränderungen während der Schwangerschaft, der Geburt und des Wochenbettes und ihre Bedeutung“ (1927) brachte auf diesem Gebiete wirklich grundlegende neue Erkenntnisse. Wie in allen Arbeiten Stieves finden sich auch hier ganz wundervolle Abbildungen, die ihre eigene

Sprache sprechen und stets eine naturgetreue Wiedergabe seiner schönen Präparate darstellen, die zu sehen ich oft das Glück hatte. — Die Umbildung des Isthmus uteri in das sogenannte untere Uterinsegment ab 3. bis 4. Schwangerschaftsmonat ist eine inzwischen allgemein anerkannte Tatsache geworden. In der Cervix uteri bildet sich während der Schwangerschaft ein röhrenförmiger Schwellkörper vollkommen neu aus, und die schon vorhandenen Schwellkörper der Cervix uteri und Vagina vergrößern sich beträchtlich. All diese Veränderungen schaffen jene günstigen Voraussetzungen für den Geburtsvorgang, so daß es dabei nicht zu schweren Schädigungen kommen kann.

Zahlreiche ausgedehnte Untersuchungen beschäftigen sich mit der Entwicklung und dem Bau der menschlichen Placenta, wobei wiederum vollkommen neue Tatsachen beschrieben wurden. Er konnte durch diese Untersuchungen zeigen, daß die Placentarzotten untereinander in Verbindung stehen und daß diese überall ein dreidimensionales Raumgitter bilden. Durch vergleichend-histologische Untersuchungen an verschiedenen Affenarten konnte er nachweisen, daß all deren Placenten im grundsätzlichen Bauprinzip gleich sind und daß der Mensch hinsichtlich des Verhaltens der Placenta nicht jene Sonderstellung einnimmt, die ihm früher ganz allgemein eingeräumt wurde.

Weitere Untersuchungen Stieves beschäftigen sich mit der Größe und dem Bau des menschlichen Herzens und des Herzens verschiedener Tierarten. Es wurden hier besonders Umwelteinflüsse auf die Herzgröße untersucht und dabei immer wieder betont, daß z. B. Aufenthalt in großer Höhe nicht, wie oft angenommen wurde, eine erhebliche Vergrößerung des Herzens bedingt.

Geradezu berühmt geworden sind ferner Stieves Befunde an zwei ganz jungen menschlichen Eiern; das eine, der sogenannte Keimling Werner, war bis in die allerletzte Zeit das jüngste, vollständig erhaltene bekannte menschliche Ei. Das andere, jener weltberühmte menschliche Keimling Hugo, schloß eine beachtliche Lücke in der Studienreihe bereits beschriebener menschlicher Keimlinge.

Hermann Stieve hat ferner den ersten einwandfreien Nachweis der I. Reifeteilung eines menschlichen Eies im Ovarialfollikel erbracht und konnte zeigen, wie sich der Bläschenfollikel des Menschen unmittelbar vor dem Sprung verhält, was bis dahin noch nicht bekannt war.

Ganz ausführlich hat Hermann Stieve schließlich den Bau der männlichen Geschlechtsorgane geschildert, zunächst in Einzelarbeiten und später in Form eines großen Handbuchbeitrages. Diese Arbeiten wurden durch ganz ausgezeichnete Abbildungen illustriert, die ebenfalls inzwischen in viele Lehrbücher aufgenommen worden sind.

Schließlich muß im Rahmen dieser kurzen Darstellung wiederum auf grundlegende Untersuchungen über den Bau des menschlichen Eierstockes und die Beziehungen zwischen Ovulation und Menstruation hingewiesen werden. Hermann Stieve konnte durch einwandfreie Präparate belegen, daß manchmal beim Menschen während eines Cyclus nicht nur ein Ei heranreift und ausgestoßen wird, sondern zu verschiedenen Zeitpunkten zwei Eier, und daß ein Corpus luteum menstruationis nicht immer verhindert, daß ein neuer Follikel heranreift und platzt. Stieve sprach in solchen Fällen von einer „paracyclischen Ovulation“. Aus diesen Untersuchungen ergab sich die sehr wesentliche Tatsache, daß im Leben einer gesunden Frau zu jeder Zeit während des Cyclus ein Follikel springen und selbstverständlich ein Ei befruchtet werden kann. Damit hat Stieve auf Grund sehr exakter Untersuchungen die Lehre von Knaus über die angeblich genau zu berechnende „physiologische Sterilität“ der Frau einwandfrei widerlegt.

In weiteren sehr ausgedehnten Untersuchungen konnte Stieve zeigen, welchen hervorragenden Einfluß das Nervensystem auf die Funktion und morphologische Struktur der Keimdrüsen hat. In seinem 1952 erschienenen sehr schönen Buch über den Einfluß des Nervensystems auf den Bau und die Tätigkeit der Geschlechtsorgane des Menschen schildert er die Tatsachen eingehend an Hand ausgezeichneter und überzeugender Präparate. Er erbrachte den Nachweis, daß die Vorgänge in Hoden und Eierstöcken durch das Nervensystem gesteuert werden, und bestätigte damit als erster die grundlegenden Anschauungen Pawlows und seiner Schule auf diesem Arbeitsgebiet. So ist sein Buch, über dessen Geburt er mit Recht sehr glücklich war, von grundlegender Bedeutung nicht nur für den Anatomen, sondern ganz besonders auch für den Kliniker, den Gynäkologen.

Wie schon erwähnt, ist es mir unmöglich, in dieser kurzen Gedenkfeier auf alle Untersuchungen Stieves einzugehen, aber auf eine ganz besonders mühevollen Arbeit, die manche Kritik, be-

sonders auch bei einigen Klinikern herausgefordert hat, soll doch noch kurz hingewiesen werden.

Im Auftrag der „Anatomischen Gesellschaft“ führte Stieve den Vorsitz im Ausschuß für die Neuregelung der Anatomischen Namen. Dieser Ausschuß hatte die Aufgabe, die zum Teil wirklich historischen und nicht mehr mit dem heutigen Stand der Wissenschaft zu vereinbarenden Namen zu überprüfen, bzw. durch bessere zu ersetzen. Auf der 43. Tagung der Anatomischen Gesellschaft in Jena (1935) wurden nach schwierigen Arbeitstagen die neuen Namen schließlich endgültig angenommen. Die gesamte Arbeit der Kommission legte Stieve der Öffentlichkeit in Form eines Buches vor, in dem er auch alle Grundsätze schilderte, nach denen die Gesellschaft arbeitete. Dieses Buch, die „Nomina anatomica“, hat inzwischen die 4. Auflage erlebt, ein erfreulicher Beweis, wie sich die neuen Namen doch allmählich selbst in der Klinik durchsetzten.

Trotz der gewaltigen zeitlichen Belastung, die durch die Veröffentlichung der 256 Arbeiten gegeben war, hat Stieve neben seiner Arbeit als Institutsleiter noch die Zeit gefunden, um bei der Herausgabe von Fachzeitschriften für das anatomische Wissensgebiet maßgeblich mitzuarbeiten. So gründete er im Jahre 1924 die „Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung“, von der inzwischen 58 Bände erschienen sind. Diese Zeitschrift, man muß hier sagen, sei n e Zeitschrift, lag ihm am meisten am Herzen. Sie ist längst zu einer anerkannten Zeitschrift von Weltruf geworden mit hohem wissenschaftlichen Niveau. Neben der alleinigen Herausgabe dieser Zeitschrift hat sich Stieve seit 1945 außerdem hervorragende Verdienste als verantwortlicher Herausgeber des Organs der „Anatomischen Gesellschaft“, des „Anatomischen Anzeigers“, erworben, den er bis zu seinem Tode gemeinsam mit Watzka herausgab. Stieve war ferner Mitherausgeber des „Morphologischen Jahrbuches“, sowie der Sektion I der Excerpta Medica. Die Herausgabe derartiger wissenschaftlicher Zeitschriften bedeutet eine außerordentlich große zeitliche Belastung, und es ist aus diesem Grunde wirklich im wahrsten Sinne des Wortes bewunderungswürdig, daß Hermann Stieve diese Leistungen neben seiner sonstigen Tätigkeit als Hochschullehrer und Forscher vollbringen konnte.

In seinem arbeitsamen erfolgreichen Leben hat Hermann Stieve viele Ehrungen erfahren, und noch in diesem Jahre ist der Vor-

schlag zum Nationalpreis für Hermann Stieve bekanntgeworden. Im Gedenken daran, daß Hermann Stieve während seiner Tätigkeit an der Universität in Halle seinen Weltruhm begründete, hat die Medizinische Fakultät der Universität Halle beabsichtigt ihm in diesem Jahre in Anerkennung seiner großen Verdienste um diese Universität den Ehrendoktor zu verleihen. Es war ihm jedoch nicht mehr beschieden, sich dieser Ehrung zu erfreuen. Er war Mitglied oder Ehrenmitglied bzw. korrespondierendes Mitglied zahlreicher Akademien und wissenschaftlicher Gesellschaften des In- und Auslandes, so z. B., um nur einige zu nennen, der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, der Bayerischen Akademie der Wissenschaften in München, der Deutschen Akademie der Naturforscher (Leopoldina) in Halle, der Königlich Schwedischen Akademie der Wissenschaften zu Stockholm, der Königlichen Akademie der Wissenschaften in Uppsala.

Hermann Stieve war aber nicht nur ein überragender Wissenschaftler von Weltruf, sondern auch ein von seinen Studenten sehr geschätzter und sehr verehrter Lehrer. Mir werden jene festlichen Geburtstage, die ihm seine Studenten hier in diesem Saal bereiteten, stets unvergessen bleiben. 35 Jahre lang hat Hermann Stieve an drei deutschen Universitäten die Lehre vom Leben, d. h. vom Bau und der Funktion des menschlichen Körpers verkündet und regelmäßig ganz ausgezeichnete Vorlesungen über alle Gebiete der Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte gehalten und ferner mit großer Liebe und Gründlichkeit die praktischen Übungen betrieben. Seine Vorlesungen waren stets überfüllt. In manchen Semestern hat er bis zu 38 Wochenstunden Vorlesungen und Übungen gehalten. Sein Histologischer Kurs, in dem er 150 sorgfältig ausgewählte Präparate den Studenten mit auf den Weg gab, ist bald berühmt geworden. Seine Zuhörer waren begeistert von seinem Vortrag. Sie erkannten gar bald, daß vor ihnen ein Mann mit reichen Erfahrungen stand, der über ausgezeichnete pädagogische Fähigkeiten verfügte. Immer wieder waren seine Vorlesungen auf das sorgfältigste vorbereitet und dem neuesten Stand der Forschung angepaßt. Jeder der Hörer spürte bei all seinen Ausführungen, mit welcher Liebe er diese Vorlesungen hielt.

Für den Unterricht hat er nach seinen Angaben viele eindrucksvolle Modelle anfertigen lassen und für seine Vorlesung über das Nervensystem und die Sinnesorgane des Menschen ein ausgezeichnetes pädagogisch einwandfreies Heft mit Vorlageskizzen heraus-

gegeben, die während des Unterrichts ausgearbeitet werden. Diese sogenannten „Zeichenvorlagen“ haben sich im Unterricht hervorragend bewährt, wovon ich mich selbst während mehrerer Jahre, in denen ich dieses Heft benutzte, immer wieder überzeugen konnte.

Wenn in heutiger Zeit leider mitunter zu hören ist, daß die Anatomie selbst eine „historische Angelegenheit“ sei, wenn man bisweilen auch heute noch von einer veralteten Katheder- oder Leichenanatomie spricht, so wird doch eine solche Meinung niemals von Ärzten geäußert werden, die sich bei Hermann Stieve ihre anatomischen Kenntnisse erworben haben. Wie sein Lehrer in München, Johannes Rückert, sein Vorgänger in Halle, Wilhelm Roux, wie der Vorgänger Stieves in Berlin, Rudolf Fick, und der Marburger Anatom Benninghoff, um nur einige zu nennen, so las auch Hermann Stieve eine durchaus moderne, biologische Anatomie, die dem heutigen Stand der Wissenschaft in jeder Weise angepaßt war und die mit der sogenannten Leichenanatomie nicht das geringste mehr zu tun hat. Es war eine Lehre vom Leben! Immer wieder betonte Stieve, daß dann nur die Funktion des Körpers zu verstehen sei, wenn die Form bekannt ist. Hören wir ihn selbst: „Niemand vermag die Funktionen des menschlichen Körpers zu verstehen, seine Krankheiten zu erkennen und mit Erfolg zu behandeln, der nicht den makroskopischen und mikroskopischen Bau des Körpers in allen Einzelheiten genau kennt und versteht. Den Unterricht in mikroskopischer und makroskopischer Anatomie einzuschränken, heißt die Grundmauern schwächen, auf denen sich das gewaltige Gebäude neuzeitlichen ärztlichen Könnens und Wissens erhebt“ (Stieve 1939).

Die Schilderung des Lebens dieses großen Forschers wäre unvollständig, würden wir nicht derer gedenken, die mit ihm während des größten Teils seines Daseins vereint waren. So war ihm seine liebe Gattin, Tochter des ordentlichen Professors der Medizin an der Universität München, Dr. Friedrich v. Müller, während 38jähriger glücklicher Ehe eine treue Lebensgefährtin, die es verstand, alle Sorgen und Nöte des täglichen Lebens soweit wie möglich von ihm fernzuhalten, und ihn in aufopfernder Fürsorge bei seinen täglichen Arbeiten unterstützte. In seinen Kindern sah er sein eigenes Ich beglückend wieder, und seine Enkelkinder brachten ihm Freude und Entspannung in sein Haus. — Aber auch schweres Leid ist ihm nicht erspart geblieben, und so wurde der Tod seiner geliebten Tochter Gudrun im Jahre 1943 für ihn der schwerste

Schicksalsschlag seines Lebens. Wenn er auch durch Kriegsergebnisse seine persönliche Habe verlor und dazu noch wertvolles Forschungsmaterial, so hat er das alles leichter ertragen als den Tod seiner Tochter.

Wenn er sich einmal Erholung gönnte, wozu er sich nicht oft entschloß, unternahm er herrliche Reisen, meist in seine geliebten Berge, oder er begab sich auf die Jagd. In früheren Jahren brachten ihm größere Studienreisen die entsprechende Entspannung. So weilte er in Ungarn, Österreich, Norwegen, Schweden, Holland, Italien, Frankreich und in der Tschechoslowakei. Im vergangenen Sommer konnte er an der Seite seiner lieben Gattin noch einmal seine herrliche Heimat mit den schneebedeckten Bergen, den grünen Wiesen und Wäldern schauen. Aber selbst die verhältnismäßig wenigen Tage der Erholung nützte er für seine Arbeit und sammelte unermüdlich bei jeder Gelegenheit vergleichend-anatomisches Material, das er dann für seine histologischen Untersuchungen verwertete.

So gehörte sein Leben ganz der Wissenschaft und seinen Studenten. In seinem Beruf fand er jenes Glück und jene innere Befriedigung, die zu finden nicht jedem im Leben beschieden ist. Unermüdlich hat er sein ganzes Leben in voller Gesundheit gelehrt und geforscht, immer bestrebt, die Wahrheit zu ergründen. Frei und ohne Furcht hat er stets seine Meinung geäußert, auch seinen Gegnern gegenüber oft in voller Schärfe. Ein willensstarker, energischer Mann, ein Hüne an Geist und Körper und im Inneren ein tief empfindendes, ein aufrechtes Herz!

Um Hermann Stieve trauern nicht nur seine liebe Gattin, seine Kinder, seine Freunde und Mitarbeiter, seine zahlreichen Schüler, seine Studenten, um ihn trauert die ganze wissenschaftliche Welt. Groß waren seine Taten, und reich ist das Erbe, das er uns hinterlassen hat und das zu verwalten uns zur Ehre gereicht.

Sein Leichnam wurde am 9. September auf dem Waldfriedhof zu Berlin-Dahlem dem Schoße der Mutter Erde zurückgegeben, seinem Wunsche gemäß in aller Stille im engsten Kreise seiner Familie, seiner Freunde und Mitarbeiter.

Über seinem Grabe werden die Zeiten dahingehen, wird es Frühling und Herbst werden, werden Blumen wachsen, blühen und vergehen und jene Vögel singen, an deren Gesang er sich sein ganzes Leben lang erfreute. Nach ewigen Gesetzen der Natur wird sein Leib vergehen, sein Name aber und sein Werk sind

unsterblich eingegangen in das goldene Buch der Wissenschaft und werden die Zeiten überdauern.

Seien wir Hermann Stieve dankbar für das, was er uns gegeben, und gedenken wir seiner in steter Verehrung!

Hermann Stieve †

Zusammenfassung

Es wird eine Gedenkrede im Wortlaut wiedergegeben, die anlässlich des Ablebens des ordentlichen Universitätsprofessors Dr. med. et phil. Hermann Stieve im Rahmen der Trauerfeier im Anatomischen Institut der Humboldt-Universität am 15. September 1952 gehalten wurde. In dieser Rede wird Leben und Werk dieses überragenden Wissenschaftlers gewürdigt.

Герман Стиве †

Краткое содержание

Приводится дословно содержание памятной речи, произнесенной 15-го сентября 1952 г. в порядке траурного поминовения в Анатомическом институте Университета им. Гумбольдт, по поводу смерти ординарного проф. университете Др. мед. и фил. Герман Стиве.

В этой речи оценивается жизнь и работа этого выдающегося ученого.

Hermann Stieve †

Summary

A commemoration speech delivered at the funeral service for the university professor-in-ordinary, Dr. med. et phil. Hermann Stieve at the Anatomical Institute of the Humboldt University on September 15, 1952, is quoted literally. The speech gives an account of the life and work of this excellent scientist.

Hermann Stieve †

Résumé

Le présent article reproduit textuellement un discours prononcé pendant la séance funèbre de l'Institut Anatomique de l'Université Humboldt, en date du 15 septembre 1952, en mémoire du défunt professeur de faculté Hermann Stieve, docteur en médecine et ès-sciences. Ce discours met en relief la vie et l'oeuvre de cet illustre homme de science.

Das zeitliche Auftreten der Kernschwellung bei der Helladaptation der Froschnetzhaut

Von

Alexander Puff

Mit 2 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 23. Juli 1952)

Die Feststellung des funktionellen Kernödems (Benninghoff) hat einen sehr brauchbaren Weg gewiesen, um den Tätigkeitszustand der Zelle zu erfassen.

Bei der Retina gelingt es am leichtesten, die Reize quantitativ abzustufen. Aus diesem Grunde wurden Kernvolumenuntersuchungen an Lichtsinneszellen vorgenommen (s. Puff 1951). Am Auge können der Zustand der Ruhe (Dunkelheit) und der Zustand der Tätigkeit (Belichtung) in physiologischer Weise leicht im Versuch dargestellt werden. In vorausgehenden Untersuchungen war zunächst der Zeitfaktor nicht näher untersucht worden.

Die hierfür erforderlichen Vergleichsbedingungen verlangten notwendigerweise, daß bei der Veränderung der Intensität des Lichtreizes die Reizdauer konstant blieb.

In der vorliegenden Arbeit werde ich über Untersuchungen berichten, die bei gleichbleibender Reizstärke (Tageslicht von 300 Lux) und verschiedenem Zeitfaktor angestellt wurden.

Auf Basis dieser Untersuchungen soll das Problem der Adaptationsvorgänge an der Netzhaut diskutiert werden.

Unsere Fragestellung lautete also:

Was können wir an den Kernvolumenveränderungen hinsichtlich der Adaptation, insbesondere der vollendeten Helladaptation der Netzhautapparate und über die Anlaufzeiten derselben ablesen?

Nach Ansicht der Physiologen sind die Stäbchen die Vermittler des Dämmerungssehens, haben eine niedere Reizschwelle, reagieren

träge, zeigen die Erscheinungen der Adaptation und sind abhängig von der Ausbildung des Sehpurpurs. Die Zapfen dagegen reagieren prompt und haben eine höhere Reizschwelle.

Nach Granit und anderen werden bei steigender Helligkeit die Zapfen allein für die Sinnesempfindung verantwortlich gemacht. Ungeklärt war bisher die Frage, ob bei hohen Intensitäten und langer Einwirkungsdauer die Stäbchen tatsächlich blind und außer Tätigkeit gesetzt werden.

In dämmerungsadaptierten Netzhäuten sollen die Stäbchen die Tätigkeit der Zapfen auch bei hinzukommendem — für die Zapfen überschwelligem Reiz — zunächst unterdrücken (Granit).

Die Sehpurpurregeneration ist abhängig von der vorausgehenden Dunkel- oder Helladaptation. Vorher helladaptierte Augen regenerieren schnell und sofort, wohingegen diejenigen, die zuvor 12 Stunden lang bei völliger Dunkelheit gehalten wurden, zunächst ihren Sehpurpur als Folge der Belichtung verlieren und diesen für lange Zeit noch nicht regenerieren. Zewi ermittelte den niedersten Punkt der Sehpurpurregenerationskurve zwischen 4 und 6 Stunden.

Weitere adaptive Prozesse finden wir in den Sinneszellen selbst in Form der retinomotorischen Erscheinungen. So kontrahieren sich die Zapfen bei heller Belichtung, bis ihre Außenglieder in die optische Ebene eingetreten sind. Gleichzeitig wandert das retinale Pigment in dieser Richtung. Die Außenglieder der Stäbchen sollen eine entgegengesetzte Bewegungstendenz zeigen; sie sollen sich im Verlaufe der Dunkel- bzw. Dämmerungsadaptation kontrahieren. Nach v. Studnitz ist allerdings diese Bewegung nicht exakt erfaßt. Macher konnte jedoch bei seinen Untersuchungen histochemischer Art auf Phosphatase in der Netzhaut eine deutlich meßbare Streckung der Stäbcheninnenglieder bei Belichtung beobachten.

Zur Methodik und Versuchsanordnung darf ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auf die vorausgehenden Veröffentlichungen verweisen (Puff 1950).

Als Versuchstiere dienten wieder männliche Temporarien zur Zeit der Brunst. Sämtliche Tiere wurden vor Versuchsbeginn 16 Stunden in völliger Dunkelheit gehalten. Die Belichtung erfolgte mit hellem Tageslicht (300 Lux).

Die Tötung geschah durch Dekapitation nach 1 Min. — 3 Min. — 10 Min. — 30 Min. und 360 Minuten.

Die Fixierung erfolgte wieder in „Zenker“.

Es wurden Horizontalschnitte von $8\ \mu$ Dicke in der Gegend des Optikuseintrittes gewählt; die Färbung wurde mit HE durchgeführt. Die Volumenberechnung geschah diesmal nach einer eigenen „Methode“ zur planimetrischen Kernvolumenbestimmung an uneinheitlichem Kernmaterial (im histologischen Schnitt) (Puff 1952).

Es wurden aus jedem Versuch jeweils 200 Stäbchenkerne und 200 Zapfenkerne vermessen. Die Ergebnisse wurden variationsstatistisch gesichert.

Tabelle
Männliche Temporarien (ca. 40–50 g)

Reizdauer	Stäbchen		Zapfen	
	μ^3	Vol. Zunahme in %	μ^3	Vol. Zunahme in %
Dunkeltiere	155	0	124	0
1 Minute	172	10	187	51
3 Minuten	153	0	176	42
10 „	179	16	182	47
30 „	209	47	180	45
360 „	133	—14	196	58

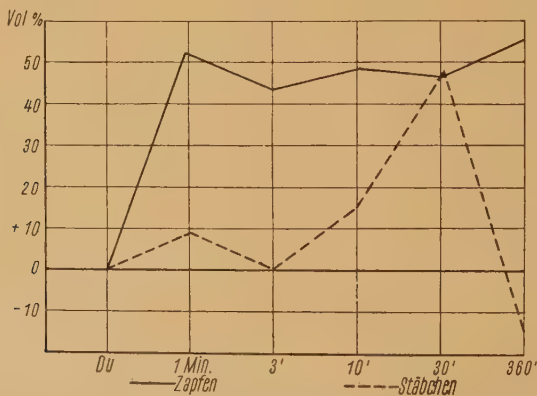


Abb. 1. Kernvolumenzunahme der Kerne der Stäbchen und Zapfensehzellen in % gegenüber den Dunkelkontrollen

Befunde

Der strukturell-morphologische Vergleich der Dunkel- und Hellkerne zeigt wiederum, wie auch in der Literatur schon verschieden angegeben, bei den belichteten und in Tätigkeit befindlichen

Kernen eine deutlich aufgelockerte Chromatinstruktur sowie eine Streckung des Kernes. Eine Ausnahme machen lediglich die Stäbchenkerne der 360 Minutenetzhäute, auf die jedoch später noch einmal eingehender zurückgekommen werden soll.

Die Färbbarkeitsunterschiede zwischen tätigen und Ruhekernen glaube ich jetzt nicht mehr als den Ausdruck eines durch die Tätigkeit veränderten Chemismus des Zellkernes deuten zu dürfen,

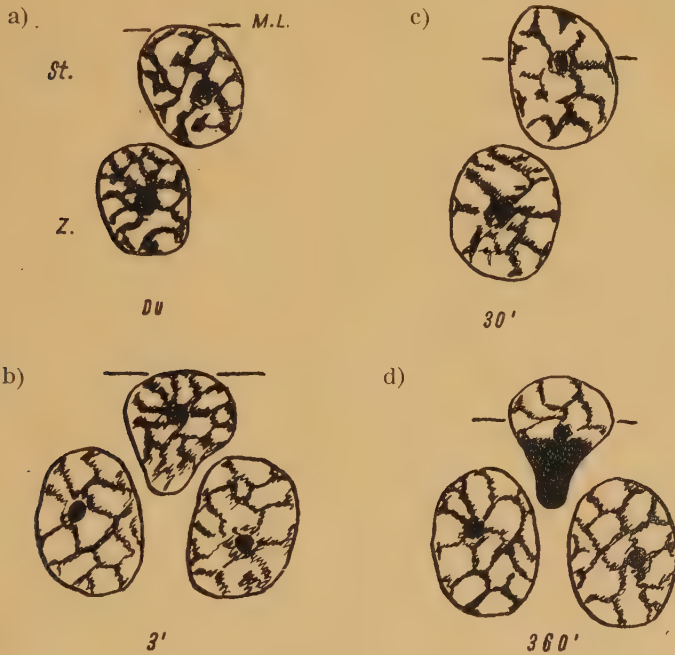


Abb. 2. a) in der Dunkelnetzhaut; b) nach 3 Minuten Belichtung; c) nach 30 Minuten Belichtung; d) nach 360 Minuten Belichtung

sondern die schwächere Färbbarkeit der tätigen Kerne beruht lediglich auf einem optischen Summationseffekt, bei dem es sich darum handelt, daß die an sich gleich gefärbte Chromatinmenge jetzt auf eine größere Fläche verteilt ist (vgl. Abb. 2 a, b).

Bei einer Minute Belichtung zeigt die 51 %ige Kernvolumenzunahme der Zapfenkerne an, daß diese bereits sofort in Tätigkeit sind. Die Stäbchenkerne hingegen zeigen keine signifikante Veränderung gegenüber den Dunkelkontrollen.

Ich darf an dieser Stelle hervorheben, daß es sich um völlig dunkeladaptierte und nicht um dämmerungsadaptierte Netzhäute

handelt, der Befund also sicher nicht im Gegensatz zu dem oben angedeuteten 'suppressing effekt' (Granit) steht, wonach nämlich die tätigen Stäbchen die Zapfenfunktion zunächst unterdrücken sollen.

Die trägen, noch nicht in Tätigkeit befindlichen Stäbchen können hier keine solche Wirkung ausüben. Bei 3 Minuten haben wir praktisch innerhalb der Schwankungsbreite den gleichen Befund. Erst bei 10 Minuten scheinen die Stäbchen anzusprechen. Bei 30 Minuten sind beide Apparate in Tätigkeit und bei 6 Stunden wiederum nur die Zapfen. An den Stäbchenkernen sind eigenartige Schrumpfungerscheinungen deutlich. Es ist dies nach Zewi die Zeit der maximalsten Ausbleichung des Sehpurpurs. Bei diesen geschrumpften Zellen, die in ihrem Volumen sogar um 14% kleiner als die Dunkelrollen sind, erscheinen eigenartige hyperchromatische Kernkegel.

Morphologisch ergeben sich dabei folgende Befunde. Bei den Dunkeltieren (Abb. 2a) sind wohl Zapfenkerne wie Stäbchenkerne rundlich und zeigen eine dichtere Chromatinstruktur. Die Stäbchenkerne befinden sich unterhalb der Membrana limitans externa.

In der äußeren Körnerschicht der 3 Minuten belichteten Netzhäute (Abb. 2b) zeigen die Stäbchenkerne hinsichtlich der Chromatins und ihrer Lage zur Membrana limitans ext. keine Veränderungen. Lediglich ihre Form weist eine gewisse Entrundung auf, bei der es scheint, als ob durch die Streckung und Schwellung der Zapfenkerne eine Art Kompressionseffekt an den Stäbchenkernen hervorgerufen würde. Die Zapfenkerne zeigen die typische lockere Chromatinstruktur der tätigen Kerne. Von besonderem Interesse sind nun die Befunde an den 30-Minuten-Helltieren (Abb. 2c). Hier sind jetzt auch die Stäbchenkerne in Tätigkeit getreten. Sie sind geschwollen, haben die genannte lockere Chromatinstruktur und haben sich gestreckt und mit ihren äußeren Kuppen durch die Membrana limitans hindurchgeschoben, sie sind wohl ausgewichen.

Ganz besonders merkwürdig ist aber nun der Befund bei den 360-Minuten-Netzhäuten. Hier finden wir wieder den durchgerückten äußeren Kernpol über der Membrana limitans externa. Dieser Abschnitt weist noch die lockere Kernstruktur des tätigen Kernes auf, wohingegen der Kernpol, der der Membran abgewandt ist, jene eigentümliche hyperchromatische, oben bereits

erwähnte Kegelgestalt aufweist. Auch hier scheint ein ähnlicher Kompressionseffekt wie bei den 3-Minuten-Kernen, die ich oben beschrieben habe, vorzuliegen (vgl. Abb. 2 d).

Die Deutung des seltsamen Befundes der Chromatinanhäufung und Verdichtung an dem Kernpol, der den Zapfenkernen zugewandt ist, bei gleichzeitiger Schrumpfung des Zellkernes unter den Wert des Ausgangsdunkelkernes ist recht schwierig, zumal in der außerhalb der Membrana limitans externa gelegenen Kernkuppe die lockere vakuoläre Chromatinstruktur erhalten war. Die Erscheinung läßt an eine Flüssigkeitsabgabe des Kernes lediglich unterhalb der Lamina externa denken.

P. v. Lehotzky berichtet in seinen Untersuchungen „Über die Wirkung des elektrischen Stromes auf den Zellkern“ über ähnliche Kernbilder mit Anhäufung des Chromatins und Verdichtung desselben am positiven Pol. P. v. Lehotzky bezeichnet es als „chromatischen Kegel“.

Ähnliche Befunde machte er bei der Elektronarkose, die er zu einer Narkosetheorie ausbaute.

Die seltsame Übereinstimmung der rein morphologischen Befunde verführt dazu, in Erwägung zu ziehen, ob die Ursachen auch bei meinen Kernbildern auf entsprechenden physikalischen Grundlagen beruhen. Ob es möglich ist, bei meinen Befunden dann von einer „Zwangsstillegung“ der Stäbchen bei vollendeter Helladaption auf dem Boden ähnlicher physikochemischer Mechanismen zu sprechen, bedarf selbstverständlich noch der Untersuchung. An dieser Stelle seien die v. Lehotzkyschen Untersuchungen lediglich als morphologische Parallelen aufgezeigt und erwähnt.

Am Schluß meiner Untersuchungen möchte ich noch auf die absolute Schnelligkeit des Auftretens der Kernschwellungsreaktion eingehen.

Meine Befunde lassen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß die Kernschwellung eine sehr schnell und prompt erfolgende Begleiterscheinung der Zelltätigkeit ist; sie bedarf keiner längeren Latenz. Wenn eine solche, wie bei den Stäbchenkernen, wirklich nachzuweisen ist, so glaube ich, kann man diese mit Sicherheit auch auf eine parallel dazu gehende verzögerte Tätigkeitssteigerung der Zelle zurückführen; also würde diese Verzögerung dann für einen echten adaptiven Prozeß sprechen.

Hinsichtlich des Vorganges in der Netzhaut bei Helladaptation sind die Befunde der Physiologen morphologisch zu bestätigen.

Die Frage, ob die Stäbchensehzellen bei langdauernder, hoher Belichtungsintensität tatsächlich ganz „abschalten“, glaube ich positiv beantworten zu müssen.

Irgendwelche adaptiven Prozesse an den Zapfen sind durch meine Untersuchungen nicht deutlich geworden.

Ergebnisse der Untersuchungen

Es wurden mit Hilfe der Kernvolumenreaktion die Vorgänge in der Netzhaut bei Helladaptation bei *Rana temporaria* untersucht. Die bisherigen physiologischen Befunde über die retinalen Vorgänge bei der Helladaptation ließen sich bestätigen. Entsprechend der trägen Reaktion der Stäbchen zeigen auch die Kerne hinsichtlich ihrer Schwellung eine verzögerte Reaktion. Die Zapfenkerne hingegen weisen eine prompte Schwellungsreaktion auf. Bei langdauernden Belichtungen (6 Stunden 300 Lux) werden die Stäbchen wieder außer Tätigkeit gesetzt, entsprechend den Ausbleichungswerten des Sehpurpurs.

Das zeitliche Auftreten der Kernschwellung bei der Helladaptation der Froschnetzhaut

Zusammenfassung

Das zeitliche Auftreten der Kernschwellung der Stäbchen und Zapfensehzellen bei verschieden langer Belichtung von gleicher Stärke zeigt keine adaptative Verzögerung bei den Zapfenkernen. Die Kernschwellung der Stäbchenkerne setzt später ein. Nach mehreren Stunden überschwelliger Reizung schrumpfen die Stäbchenkerne wieder, während zu diesem Zeitpunkt an den Zapfen noch keine Ermüdungserscheinungen deutlich sind.

Временное возникновение распухания ядер

Краткое содержание

Временное возникновение распухания ядра зрительных клеток палочек и колбочек при разной длительности освещения одинаковой силы не показывает никакой адаптивной задержки при ядрах колбочек. Распухание ядер палочек наступает позже. После нескольких часов сверхпредельного раздражения эти

ядра палочек опять сморщиваются, в то время, как к этому моменту на колбочках никаких явлений утомления не обнаруживается.

Summary

If rod and cone cells are exposed to light of equal intensity but for periods of different length, the temporary occurrence of nuclear swelling of cone cores shows no adaptive time lag. Nuclear swelling of rod cores occurs later. After several hours of supraliminal excitation, the rod cores resume their former size, while at that moment the cones do not yet display any symptoms of fatigue.

L'occurrence temporaire du gonflement nucléaire

Résumé

L'occurrence temporaire du gonflement nucléaire des cellules visuelles en bâtonnets et en cône, exposées différemment longtemps à une lumière de même intensité, ne montre aucun retard d'adaptation pour les noyaux des cônes. Le gonflement nucléaire des noyaux des bâtonnets commence plus tard. Au bout de plusieurs heures d'irritation dépassant celle produisant justement le gonflement, ces noyaux des bâtonnets se rétrécissent à nouveau, tandis que les cônes ne montrent, en ce moment-là, pas encore quelque fatigue.

Schrifttum

Benninghoff: Verh. Anat. Ges. (1949). — Granit: Sensory Mechanismus of the Retina — London (1947). — v. Lehotzky: Arch. f. experimentel. Zellf. Bd. 25 Heft 1. — Puff: Morph. Jahrb. Bd. 92 Verh. Anat. Ges. (1950). Z. Mikrosk. 61 (1953) H. 4 S. 210. — v. Studnitz: Retinale Primärprozesse — Leipzig (1940). — Zewi: s. b. Granit. — Macher: Verh. anat. Ges. (1950).

*Aus dem Anatomischen Institut der Westf. Landesuniversität Münster
Direktor: Prof. Dr. med. et phil. Hellmut Becher*

Über den Papillarkörper der cutanen Schleimhäute (Zunge, Lippe, Augenlid)

Von

Herbert Brettschneider

Mit 11 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 1. August 1952)

Die Mannigfaltigkeit der Formen von bindegewebigen Papillen der Haut und Schleimhäute ist so groß, daß die Methode des gefärbten Serienschnittes mit anschließender Rekonstruktion, die sehr mühsam ist, allein nicht genügt, um sich die Papillenformen größerer Haut- und Schleimhautabschnitte plastisch vor Augen zu führen. Greb hat eine Methode angegeben, mit deren Hilfe es möglich ist, unter nur geringen präparatorischen Schwierigkeiten Oberflächenbilder von Papillarkörpern zu erhalten. Er selbst hat mit seiner Methode die Gestalt der Papillarkörper verschiedener Hautabschnitte untersucht und konnte auf die regionalen Verschiedenheiten in Form, Größe und Anordnung der Papillen hinweisen. Auch seine Untersuchungen mehrerer Altersstufen und die Feststellung individueller Verschiedenheiten ergaben wertvolle Ergänzungen des bisher Bekannten und zum Teil völlig neue Erkenntnisse. Simon hat in letzter Zeit mit der Grebschen Methode tierische Papillarkörper untersucht. Mit besonders schönen Abbildungen belegt er seine Untersuchungen über die Papillarkörper von Nasenspiegeln verschiedener Tiere. Horstmann, der sich auch mit den Papillarkörpern der menschlichen Haut beschäftigt, benutzt ebenfalls die Essigsäuremazeration und beobachtet hernach am gesemperten Präparat. Er bringt die regionalen Unterschiede in der Anordnung der Papillarkörper mit den Anhangsgebilden der Haut in Zusammenhang. Auf Grund der

schönen Ergebnisse der Voruntersucher kann zu der Methode der direkten Lupenbetrachtung der bindegewebigen Papillarkörper gesagt werden, daß sie eher und leichter als die komplizierte Untersuchungsmethode am mikroskopischen Schnittpräparat eine Typisierung der Papillengrundformen nach immer wiederkehrenden Motiven erreicht und damit auch fähig ist, zur Alters- und Individualanatomie neue Beiträge zu liefern.

Die nachfolgenden Ausführungen sollen sich mit den Papillarkörpern von Schleimhäuten, und zwar mit denen der Zunge, der Lippe und des Augenlides beschäftigen.

Zur Untersuchung wurde Sektionsmaterial benutzt. Die einzelnen Objekte wurden 1—3 Tage lang in $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$ prozentige Essigsäure eingelegt. Nach Ablauf dieser Zeit konnte das Epithel von der bindegewebigen Unterlage mühelos in großen Streifen abgezogen werden. Die Objekte wurden anschließend in verdünntem Formalinalkohol fixiert. Zur Beobachtung mittels der binokularen Lupe wurden sie in geeignete Gläser mit Aqua dest. gebracht, da sich bei der Benutzung von Leitungswasser der reiche Gehalt von Luftblasen störend bemerkbar machte. Die Betrachtung der einzelnen Objekte gelingt mit Hilfe der binokularen Lupe auch ohne besonderes Anfärben. Voraussetzung ist jedoch eine starke Beleuchtungsquelle, deren Licht von der Seite kommend nur streichend die zu betrachtende Oberfläche berühren darf. Sobald größere Flächen des Objektes angestrahlt werden, kommt es zu störenden Reflexen aus der Tiefe. Um die Plastizität des Lupenbildes durch eine photographische Aufnahme zu vermitteln, bedarf es jedoch meistens der Anfärbung des Objektes. Diese wurde mit Jodtinktur oder mit Lichtgrün vorgenommen. Letzteres erwies sich verschiedentlich (z. B. für das Augenlid) als geeigneter. Gelegentlich wurden auch gesemperte Präparate für die photographische Aufnahme herangezogen. Mit solchen Präparaten kommt man zwar schneller zu besseren Bildern, die Beleuchtungsschwierigkeiten sind weit geringer, doch läßt sich durch die Dehydrierung eine mehr oder minder starke Schrumpfung der Objekte nicht vermeiden.

Die Zungenpapillen sind seit Malpighi, den man wohl als ihren Entdecker ansprechen darf, immer beliebte Untersuchungsobjekte gewesen. Er hat wohl schon den bindegewebigen Grundstock der Papillen gekannt, wie sich aus der Übersetzung seiner Beschreibung durch Jurisch erkennen läßt. Ich kann mir hier eine ausführliche Literaturübersicht ersparen, denn sowohl Jurisch als auch Neuffer geben bis zum Jahre 1925 einen beinahe lückenlosen Bericht über die ältere und neuere Literatur. Wenn der Vielzahl an Arbeiten über die Zungenpapillen noch eine weitere hinzugefügt wird, so geschieht das, um auf die großen Vorzüge der benutzten Methode auch für dieses Objekt

hinzuweisen. Die Gesamtansicht des Papillenbesatzes des Dorsum linguae vermittelt nach erfolgter Epithelmazeration besser als es der mikroskopische Schnitt vermag, ein eindrucksvolles Bild der einzelnen Papillarkörper, ihrer Zusammenhänge, Lokalisationen und Gestaltungen. Leider gelingt es nicht ganz, durch die einfache photographische Aufnahme die Tiefenwirkung und Plastizität des Lupenbildes zu rekonstruieren. Die Beigabe von Stereoaufnahmen, die solche Mängel nicht aufweisen, ist zu kostspielig, jedoch ist eine Anfertigung solcher Aufnahmen für den Unterricht sehr zu empfehlen.

Die Lupenbetrachtung des bindegewebigen Papillarkörpers (im folgenden als Pk bezeichnet) der Papillae filiformes läßt erkennen, daß diesem eine allgemeine Grundform zukommt, die über das gesamte Gebiet des Dorsum linguae verschiedentlich abgewandelt wird. Diese Grundform besteht aus einem einheitlichen, kegelförmigen Papillenstock, dessen Ränder von labial nach pharyngeal ansteigen. Der pharyngeale Rand ist somit am höchsten. Er begrenzt mit den beiden lateralen Rändern eine schräg nach labial abfallende Grube innerhalb des Papillenstockes. Die Grube ist nach labial offen (Abb. 1). Die Ränder des Papillenstockes tragen fadenförmige Sekundärpapillen von unterschiedlicher Höhe. Diese Grundform eines Pk einer Pap. filiformis kommt in folgenden Abwandlungen vor:

1. Auch die labiale Öffnung ist von Sekundärpapillen umstanden, so daß eine radiäre Anordnung der Sekundärpapillen um die Grubenmitte zustande kommt. Man blickt dann von oben in eine kraterförmige Vertiefung, die von Sekundärpapillen umstanden ist.
2. Die labiale Öffnung ist nicht ganz geschlossen, nur in der Mitte der Öffnung stehen einige fadenförmige Sekundärpapillen.
3. Die Randlinie des Papillenstockes stellt nicht einen Kreisabschnitt, sondern ein Längs- oder Queroval dar.
4. Die Sekundärpapillen erheben sich nicht nur vom Rand des Grundstockes, sondern auch von dessen seitlicher Wandung. Dabei können sie so tief entspringen, daß einzelne Fädchen den Kontakt mit der Wandung ganz verlieren und als Solitärpapillen zwischen den Grundstöcken stehen.
5. Die Öffnung der Papillengrube zeigt nicht nach labial, sondern mehr oder weniger nach der Seite.

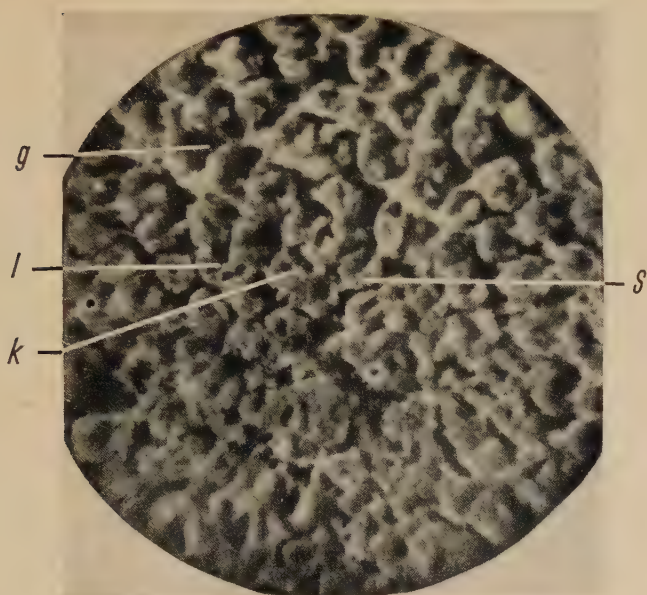


Abb. 1. Aufsicht auf die Papillarkörper der Pap. filiformes. Die Papillengrube (g) wird vom Papillenstock umschlossen, der die fadenförmigen Sekundärpapillen (s) trägt. Die Papillengrube eröffnet sich sowohl nach labial (l) als auch nach den Seiten. Gelegentlich ist sie auch kreisförmig (k) von Sekundärpapillen umstanden. — Panphot, Auflicht, Lichtgrün, 17 : 1

6. Die Papillengrube ist unterschiedlich tief. Bisweilen fehlt sie ganz und die Sekundärpapillen erheben sich von dem einheitlichen Niveau des Papillenstockes. Dieser Typus stellt den Übergang zu den noch zu beschreibenden Papillae conicae dar.
7. Der Boden der Papillengrube ist sehr steil gestellt. Dabei kommt es zu Papillenformen, bei denen die pharyngeale Grubenwand beinahe senkrecht abfällt.
8. Die Sekundärpapillen spalten sich kurz vor der Spitze.
9. Der basal einheitliche Papillenstock ist geteilt (Zwillingspapille).

Gregor Krause und Neuffer haben die Baueigentümlichkeiten der Pk der Pap. filiformes an Hand von mikroskopischen Schnitten nachgewiesen, doch waren Papillenstock mit Grube und Krater rand bereits H us c k e und H a s s a l bekannt. K ö l l i c k e r war anderer Ansicht und seine Darstellung war sehr lange bestimmend für die Beschreibung der Pap. filiformes in den meisten Lehrbüchern. S c h u m a c h e r macht sich jedoch im „Handbuch

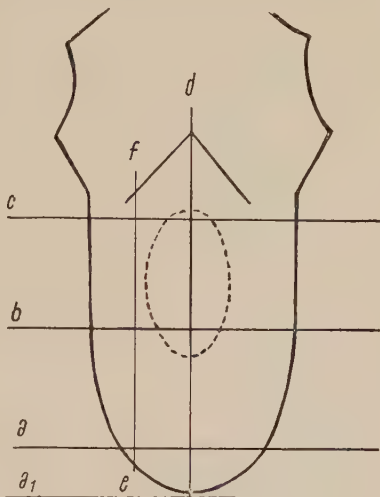
der mikroskopischen Anatomie des Menschen“ die Ansicht Neuffers zu eigen und bildet dort ein Handmodell des bindegewebigen Anteils einer Pap. filiformis aus der Arbeit von Neuffer ab. Mit Hilfe unserer Methode gelingt es ohne Schwierigkeit, die Ansicht Neuffers über den Aufbau einer Pap. filiformis zu bestätigen und die Abwandlungen dieser Grundform allenorts zu erkennen. Auch die Reihenstellung der Papillen, die bereits seit langem bekannt ist, Münch nennt sie „Papillenströme“, ist an unseren Präparaten sehr schön zu erkennen. Die beschriebenen einzelnen Papillenformen sind nach unseren Präparaten nicht gleichmäßig auf die ganze Zungenoberfläche verteilt. Unmittelbar an der Zungenspitze ist die reine Grundform der Pk. seiten zu finden. Das Bild ist äußerst wechselhaft und individuell sehr verschieden gestaltet. Vorherrschend ist die unter Nr. 6 beschriebene Abwandlung der Papillenform. Eine Papillengrube fehlt fast immer. Dicke und hohe Papillenstöcke wechseln mit feineren ab. Letztere bestehen bisweilen nur aus einem einzelnen Fädchen und sind auch immer niedriger als die breitstöckigen Papillen. Schon etwa 5 mm von der Zungenspitze treten die Grundformen vermehrt auf. Das Bild wird einheitlicher. Außer den Grundformen sind die Abwandlungen 2, 5 und 7 vertreten. Zwischen diese eingestreut breitbasig aufsitzende, kegelförmige Papillarkörper. Von diesen erheben sich fadenförmige Sekundärpapillen, die in großer Zahl die Kegelsbasis in zwei Reihen umstehen, dann aber mehr aufgelockert, von der ganzen Kegelfläche ihren Ursprung nehmen. Die Kegelspitze ist gelegentlich zweigeteilt. Diese Papillarkörperform ist so häufig, daß eine besondere Benennung als Papillae conicae gerechtfertigt erscheint. Übergänge zwischen den Pk. der Pap. filiformes und denen der Pap. conicae sind häufig zu finden. Nach Fortfall der Papillengrube bei den Papillae filiformes erheben sich die Sekundärpapillen von einem einheitlichen Papillengrundstock. Durch anhaltendes Wachstum des Zentrums entstehen dann die spitzen Pk. der Pap. conicae.

In der Mitte des Zungenrückens, inmitten des „weißen Flecks“, stehen die Pap. filiformes dicht gedrängt beieinander. Eine Reihenanordnung ist an vielen Zungen nicht mehr zu erkennen. Papillae conicae und fungiformes fehlen in diesem Bereich in den meisten Fällen. Bei der großen Variabilität in der Verteilung der Papillenformen auf der Zungenoberfläche ist auch ein Auftreten von Pap. conicae und fungiformes hier durchaus möglich. So schreibt

M ü n c h zwei Verteilungsarten der Papillae fungiformes, die mit Vorliebe auftreten: Die Papillen sind „in der Mitte der Zunge zusammengedrängt, so daß Ränder und Spitze fast vollständig freibleiben, oder im Gegenteil, die Mitte steht leer und die Papillen häufen sich an den Rändern und an der Spitze“. Ich konnte an dem mir zur Verfügung stehenden Material nur die zweite Verteilungsart M ü n c h s feststellen.

Die seitlichen Partien der Zungenmitte sind von besonders schönen und klaren Papillarkörperformen besetzt. Die Grund-

Abb. 2. Schematische Aufteilung des Zungenrückens zur Lokalisation der einzelnen Papillenformen. a_1 —a Gebiet der Zungenspitze; a—b vorderer Abschnitt des Zungenkörpers; b—c hinterer Abschnitt des Zungenkörpers; c—d Gebiet des Arcus papillaris; e—f unterteilt den Zungenrücken in einen lateralen und medialen Abschnitt, 4:1



form ist vorherrschend. Hier treten auch Papillae fungiformes und conicae zahlreich auf. Wenn man das dorsum linguae in Felder unterteilt, wie das auf der Skizze (Abb. 2) geschehen ist, dann bildet die Linie b eine ungefähre Grenze zwischen pilzförmigen und konischen Papillen. Die Linie b teilt den Zungenrücken in zwei gleiche Hälften (Näheres siehe Bildtext). Labial von der Linie findet sich häufiger die pilzförmige Papillenform. Der Papillarkörperbau beider Papillenformen zeigt eine gewisse Verwandtschaft. Die breite Kegelform der Papillae conicae (Abb. 3) erscheint vielfach als eine kleinere gedrungene Papilla fungiformis, während der Papillarkörper der letzteren vielfach als eine Papilla conica imponiert. Die Sekundärpapillen beider Papillenarten gehen wie Äste eines buschigen Bäumchens vom Papillenstock ab (Abb. 3). Weiter nach pharyngeal, zum Arcus papillaris hin, zwischen diesem und der Linie c der Skizze, werden die Papillar-



Abb. 3. Papillae fungiformes (fu) und conicae (c) umgeben von zahlreichen Papillae filiformes (fi). Man erkennt deutlich die einzelnen fadenförmigen Sekundärpapillen auf den Papillengrundstöcken. Panphot, Schrägl.licht, keine Anfärbung, 11:1, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert

körperbäumchen der Pap. fungiformes höher und schlanker und überragen die Pk der umstehenden Pap. filiformes um das zwei- bis dreifache an Höhe.

Wenn man die Reihen der Pap. filiformes zu Seitenrand der Zunge verfolgt, trifft man auf die Randpapillen. In der Regel setzen die Randpapillen die Verlaufsrichtung zweier Reihen von Pap. filiformes fort. Sie finden sich immer von der Wurzel des Arcus palatoglossus an gerechnet bis etwa bis zur Linie b der Skizze, bisweilen über sie hinaus. Das Lupenbild eines epithelbefreiten Zungenrückens läßt eine Reihe von Eigentümlichkeiten erkennen, die bei erhaltener Epitheldecke nicht zu erkennen sind. Nach Hou-Jensen bestehen die seitlichen Einkerbungen am Zungenrand aus zwei Organen. Einmal den eigentlichen Papillae foliatae, die durch einschneidende Spalten voneinander getrennt sind, deren Epithel von Geschmacksknospen durchsetzt ist und nur eine geringe Dicke besitzt und den Rugae laterales. Diese unmittelbar vor dem Gebiet der Pap. foliatae gelegenen Einkerbungen sind nicht so tief, sie haben eher den Charakter von Fugen als von Spalten. Diese sind ebenso wie die zwischen ihnen liegenden Erhebungen von einem stark verdickten Epithel überzogen und

unterscheiden sich dadurch und durch das Fehlen von Geschmacksknospen und serösen Drüsen von den Pap. foliatae. Sie sind ein rein mechanisches Organ. — Die Pk der Pap. foliatae entwickeln sich als dicke Bindegewebswülste aus den Reihen der Pap. filiformes und bilden deren Fortsetzung am Zungenrand. Eine exakte Grenze zwischen den beiden Randorganen läßt sich allein durch eine Betrachtung der bindegewebigen Pk nicht mit Sicherheit feststellen. Doch weisen folgende Baueigentümlichkeiten auf eine Zweiteilung des Randorganes hin: Die dem Arcus glossopalatinus am nächsten liegenden Pk sind zum Unterschied der weiter spitzenwärts gelegenen nur spärlich mit fadenförmigen Sekundärpapillen besetzt. Sie sind in der Längsrichtung mehrfach unterteilt, so daß man von einem treppenstufenartigen Bau sprechen könnte, wobei die Kanten der Stufen nach oben sehen. Von diesen Kanten erheben sich wenige fadenförmige Sekundärpapillen. Die folgenden Pk sind nicht unterteilt, ihre abgerundeten Oberflächen sind dicht mit fadenförmigen Sekundärpapillen besetzt. Gewissermaßen als Schlußstein zweier Filiformisreihen erhebt sich vor Beginn des wulstigen Pk der Pap. foliata sehr häufig eine besonders große Pap. fungiformis. Ihrer eigentümlichen Form wegen werden diese Papillen in der älteren Literatur gern als Pap. lenticulares bezeichnet. Ihr Pk ist seitlich zusammengedrückt und steht mit seinem Längsdurchmesser in Richtung der Papillenreihen. Der Pk dieser Papillen zeichnet sich durch seine Armut an Sekundärpapillen gegenüber den übrigen Pap. fungiformes aus. Soweit Sekundärpapillen vorhanden sind, sind sie dick und plump, mit breiten stempelförmig abgerundeten Spitzen. In den Furchen zwischen den Pap. foliatae stehen neben einzelnen dünnen, fadenförmigen Papillen ebenfalls Pap. lenticulares. Im Gebiet der Pap. foliatae sind sie jedoch selten und dann auch immer in Einzahl anzutreffen. Zu den Rugae laterales hin werden sie zahlreicher. Sie können dabei in einer solchen Furche sowohl dem Zungenrücken als auch der Zungenunterfläche genähert stehen. Nicht allein die Dichte der fadenförmigen Sekundärpapillen nimmt von pharyngeal nach labial zu, sondern auch die Zahl der sekundären Papillae conicae, die den runden Wülsten der Pk der Randorgane sekundär aufgesetzt sind (Abb. 4). Die ersten drei Pk sind gewöhnlich frei von konischen Sekundärpapillen, bei den nächsten dreien finden sie sich gewöhnlich in Einzahl und auf den folgenden, hier dürfte es sich bereits um das Gebiet der Rugae laterales handeln, sind sie



Abb. 4a. Randorgane der Zunge. Im rechten Bildabschnitt das Gebiet der Papillae foliatae. Ihre Pk sind gar nicht oder nur spärlich von Sekundärpapillen besetzt. Die scharfkantigen Pk zeigen bisweilen eine stufenartige Dreiteilung. Im linken Bildabschnitt die Pk der Rugae laterales. Die einzelnen Pk sind sanft gewölbt und von sekundären Pap. conicae und lenticulares besetzt. Panphot, Schrägl.licht, keine Anfärbung, 4:1, auf $\frac{1}{8}$ verkleinert

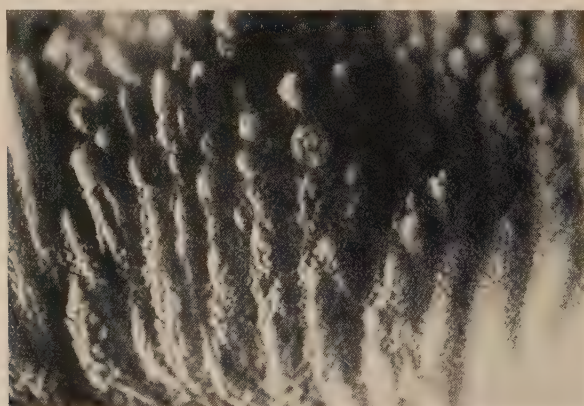


Abb. 4b. Die stärkere Vergrößerung der Rugae laterales läßt sowohl die fadenförmigen Sekundärpapillen als auch sekundäre Pap. conicae und lenticulares deutlich erkennen. Panphot, Schrägl.licht, keine Anfärbung, 6,2:1, auf $\frac{1}{8}$ verkleinert

in Mehrzahl vorhanden. Die den Zungenpapillen eigentümliche große Variabilität läßt auch bezüglich der Beschreibung der Sekundärpapillen genaue Angaben nicht zu. Doch ist eine Zunahme der Zahl von sekundären Papillen der Randorgane von pharyngeal nach labial immer festzustellen. Diese Eigentümlichkeit ist sicherlich durch die mechanischen Aufgaben der Rugae laterales und durch die besonderen Aufgaben der Pap. foliatae als Geschmacksorgan bedingt. Die mechanischen Aufgaben verlangen eine stärkere

Verankerung des deckenden Epithels, das auch, wie es Housen mitteilt, im Bereich der Rugae laterales wesentlich dicker ist als über den Pk der Pap. foliatae. Doch allein aus der Form der Pk der Randorgane und aus ihrem Besatz mit sekundären Papillen kann eine Unterscheidung zwischen den Rugae laterales und den Papillae foliatae nicht getroffen werden. Hier muß die mikroskopische Schnittmethode des fixierten Materials mit herangezogen werden.

Die meisten Untersucher, die sich mit dem Papillenbesatz der Zunge befassen, wenden sich vor allem den Papillae vallatae zu. Die Frage nach der Zahl, der Ausbildung, der Stellung und Verwandtschaft mit den Pap. fungiformes ist nicht nur morphologisch recht interessant, sondern hat auch morphologisch und rassenanatomisch wichtige Ergebnisse gebracht. Es liegt nicht in der Absicht dieser Arbeit, auf diese Fragen einzugehen. Die Methode der Lupenbetrachtung der bindegewebigen Pk kann allein nicht genügen, um hierzu Stellung zu nehmen. Jedoch stellen auch die Pk der Pap. vallatae für die Lupenbetrachtung im schräg auffallenden Licht ein sehr lohnendes Objekt dar. Wenn ich mich nur auf die hier angewandte Methode beschränke, dann müssen alle individuellen Varianten, wie sie gerade im Bereich der Pap. vallatae recht häufig sind, unberücksichtigt bleiben, soweit sie sich nicht auf die Form des bindegewebigen Pk beziehen. Auch soll bei Betrachtung der Form vor allem das Grundsätzliche und Gemeinsame aller Pap. vallatae in den Vordergrund treten.

Die Reihe der Pap. vallatae, die sich vor dem Sulcus terminalis erhebt, besteht aus zwei auf den Sulcus medianus zu laufenden Schenkeln, der bekannten V- oder Y-Figur. Der Winkel, den diese Schenkel mit der Medianlinie bilden, ist in vielen Fällen der gleiche, wie der der Reihen der Pap. filiformes. Der Eindruck der Parallelität der Papillenreihen wird noch durch besonders gestaltete Pk im Bereich der Pap. vallatae gestärkt: Aus den Reihen der Papillae filiformes entwickeln sich langgestreckte, wallartige Papillarkörper, die mit ihrem längsten Durchmesser die Verlaufsrichtung der Papillenreihen fortsetzen (Abb. 5). Die Zahl der parallel zueinander verlaufenden, langgestreckten Papillarkörper unterliegt starken individuellen Schwankungen. Sind sie an einer Zunge gut ausgebildet, dann erkennt man sehr häufig einen kontinuierlichen Übergang dieser Bildungen in den Wall einer Pap. vallata, der die Papille dann entweder halbkreisförmig oder auch

ganz umschließt. Diese langgestreckten Pk liegen gewöhnlich sowohl pharyngeal als auch labial von der Vallatareihe. Auch die pharyngealen Wälle haben sehr häufig Verbindung zur Papilla circumvallata. Diese Verbindung kann eigentümliche Formen annehmen. Neben direkten Übergängen kommt es zu stark abgebogenen Systemen, so daß der Eindruck entsteht, daß zwei oder

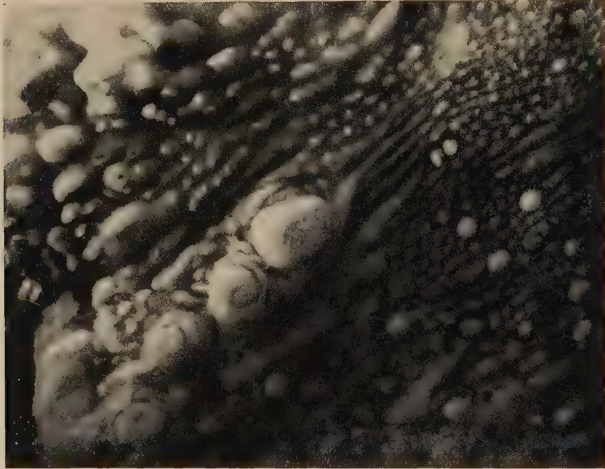


Abb. 5. Papillarkörper der Pap. circumvallatae. Aus den Reihen der Pap. filiformes entwickeln sich langgestreckte Papillarkörper, die in die Wälle der Pap. circumvallatae übergehen. Panphot, Schräglicht, keine Anfärbung, 3,7:1, auf $\frac{1}{8}$ verkleinert

mehr Wälle eine Papilla circumvallata umgeben (Abb. 6). Sowohl die langen wallförmigen PK als auch die Wälle der Pap. circumvallatae, sind dicht mit kurzen und sehr feinen Papillen sekundär besetzt. Eine solche Besetzung mit Sekundärpapillen fehlt an der Pap. vallata immer an den Flächen von Wall und Papillengrundstock, die dem Wallgraben zugekehrt sind. So ist auch der dicke nach oben sich verbreiternde Grundstock der Papilla circumvallata frei von Sekundärpapillen bis auf seine obere, gaumenwärts zeigende Fläche. Diese ist von kurzen, plumpen Sekundärpapillen dicht besetzt und erhält dadurch ein samtartiges Aussehen (Abb. 6). Die Pap. vallatae zeigen bezüglich der Ausstattung mit Sekundärpapillen ein ähnliches Verhalten, wie die Pap. foliatae. In den Tälern und Furchen, die einer mechanischen Beanspruchung nicht ausgesetzt sind, finden sich keine oder nur wenige Sekundärpapillen. Überall dort, wo eine solche Beanspruchung vorhanden

ist, wie auf den Kämmen der Pap. foliatae und der freien Oberfläche der Pap. circumvallatae sind sekundäre Pk zu finden.

Die Papillarkörper der Lippenschleimhaut wurden ebenfalls mit der von Greb angegebenen Methode untersucht. Die gesamte Schleimhautfläche der Lippen ist von dünnen, fadenförmigen Pk besetzt, die bezüglich ihrer Ausbildung und Anordnung lokale

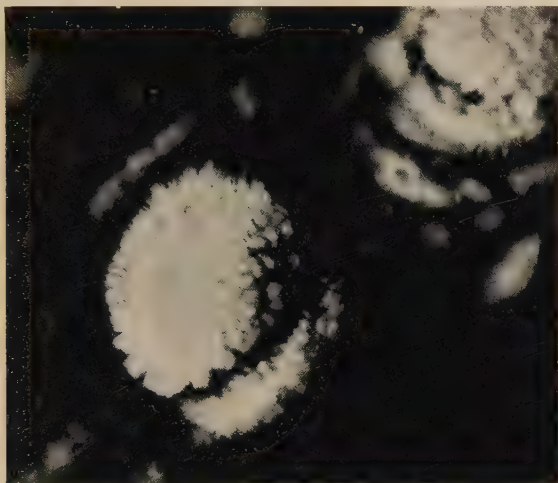


Abb. 6. Aufsicht auf zwei Papillae circumvallatae. Ihre Oberflächen sind mit breiten, stumpfen Sekundärpapillen besetzt. Die Papille in der rechten oberen Ecke des Bildes zeigt eine Verdoppelung des Papillenwalles. Panphot, Schrägl.licht, Jodanfärbung, 11,6:1, auf $\frac{4}{8}$ verkleinert

Verschiedenheiten aufweisen. Die Pk sind in Reihen angeordnet, die in der Gegend des Frenulum labii auf dieses hin konvergieren. Die Reihen laufen nicht parallel zueinander, sondern gehen zum Teil ineinander über (Abb. 7) und haben einen vielfach gewundenen Verlauf. Die Ausführungsgänge der Lippendrüsen und die Talgdrüsen des Lippensaumes werden von den Pk kranzförmig eingefasst. Vom Lippensaum zur Gingiva nimmt die Dichte der Anordnung sowie Höhe und Breite der einzelnen Pk allmählich ab. Nur die Gegend des Frenulum ist mit zahlreichen langen und schlanken Papillarkörpern besetzt. Auch im Bereich der Mundwinkel sind die Pk besonders lang und stehen so dicht, daß dieses Gebiet schon bei schwacher Lupenvergrößerung einen stark zotigen Eindruck macht. Während weitaus die meisten Pk einzeln stehende, schlanke und unverzweigte Gebilde sind, können allent- verschie- Varianten dieses Grundtypus beobachtet werden. So ent-

springen 3—4 oder mehrere von einem gemeinsamen Papillensock, schlanke Formen wechseln mit breiteren ab. Statt einer zugespitzten Endigung beobachtet man kolbenförmig aufgetriebene Spitzen. Die dichte Anordnung und kräftige Ausbildung der Papillen in der Nähe des Lippensaumes bedingt eine bessere Verankerung des Epithels an Orten stärkerer mechanischer Beanspruchung, wie das bereits an der Zunge erwähnt werden konnte. Bekannt ist ja die außerordentliche starke Ausbildung der Papillarkörper an der Lippe des Neugeborenen, wobei oftmals die einzelnen



Abb. 7. Die Papillarkörper der Lippenschleimhaut verlaufen in Reihen von oben nach unten. Eine strenge Parallelität der Reihen ist nicht gewahrt. Sie gehen vielfach ineinander über. Zum Teil bestehen die Reihen aus Solitärpapillen, zum Teil sind mehrere Einzelpapillen auf einem Papillensock vereinigt. Panphot, Schrägl. Jodanfärbung, 23:1, auf $\frac{1}{8}$ verkleinert

bindegewebigen Pk gesondert vom Epithel überzogen werden, so daß man an der Neugeborenenlippe eine Pars villosa von einer Pars glabra zu unterscheiden pflegt. Auch an der Erwachsenenlippe sind nach der Epithelmazeration beide Teile noch voneinander zu unterscheiden. Der sichtbare Teil des Lippenrotes, die Pars glabra des Neugeborenen, ist beim Erwachsenen zwar außerordentlich dicht mit Papillen bestanden, doch sind diese Papillen im Gegensatz zur Pars villosa sehr plump, dick und kurz, die Papillen der Pars villosa hingegen schlank, spitz und wesentlich länger (Abb. 8). Diese Unterschiede lassen sich mit Hilfe der Mazerationmethode auch an der Erwachsenenlippe noch sehr gut demonstrieren.

Über die Papillarkörpergestaltung der Lidbindehaut liegen bereits verschiedene Untersuchungen mit anderen Methoden vor.

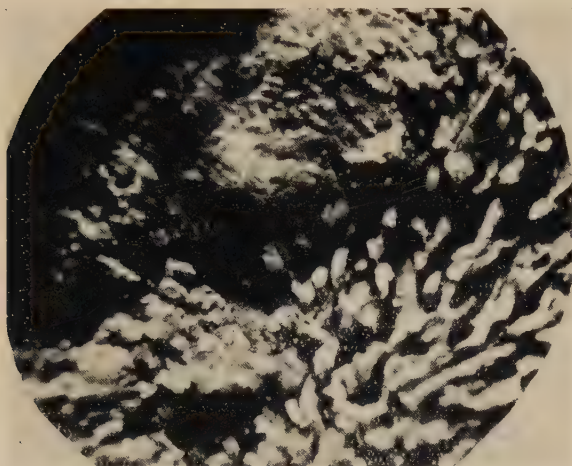


Abb. 8. Erwachsenenlippe. Die Unterschiede zwischen Pars glabra und Pars villosa sind gut zu erkennen. Die Pk der ersteren sind kurz und plump (oberer Bildabschnitt), im Gegensatz zur Pars villosa (rechter unterer Bildabschnitt) mit längeren, schlanken Papillen. Panphot, Schräglicht, Jodanfärbung, 28 : 1, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert

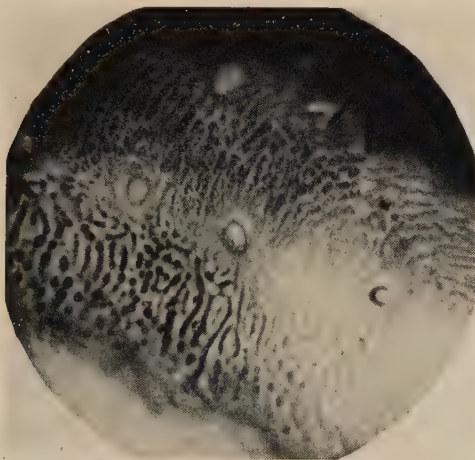


Abb. 9. Oberlid eines Erwachsenen. Blick auf das Leistennetz der Papillarkörper der Lidkante. Von den Drüsenöffnungen der Meibomschen Drüsen zur äußeren Lidkante hin sind die Leisten zarter gestaltet als in dem Gebiet zwischen den Drüsenöffnungen und der inneren Lidkante. Panphot, Ultropak, Lichtgrün, 21 : 1, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert

So die Spaltlampenuntersuchungen von Koeppe am Lebenden, und die Untersuchungen H. Virchows an der fixierten Bindehaut ohne Epithelentfernung im schräg auffallenden Licht. Lauber gibt im „Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen“ eine Zusammenfassung dieser Untersuchungsergeb-

nisse. Mit Hilfe der genannten Methoden wurde die Struktur der Papillarkörper der Lidbindehaut allmählich bekannt, doch ist die Untersuchung und die Abbildung von Einzelheiten sehr schwierig, so daß auch hier unserer Methode der Vorzug gegeben werden muß. Virchow beschreibt unmittelbar oberhalb der inneren Lidkante eine 1—2 mm breite Zone, in der „Neigung zu senkrechter Streifung“ (cit. n. Lauber) vorhanden ist, darauf folgt eine Zone zuerst kleinerer, dann höherer rundlicher Papillen, über die, wie über die Leisten das Epithel glatt hinweg zieht. An diese mittlere Zone schließt sich eine weitere dritte Zone im Bereich des Tarsus an, die er Region der Plateaus und Rinnen nennt: Durch eine Rinnenbildung im Bereich der Tunica propria kommt es zu einer Felderung. Nach Ansicht verschiedener Autoren dürfte diese durch das deckende Epithel hindurchscheinende Felderung der Bindehaut ein samtartiges Aussehen verleihen. Der Ansicht Laubers, daß die Ausbildung von Papillen in der Bindehaut der Lidplatte eine sehr wechselhafte ist, kann ich nach Anwendung der Mazerationsmethode nur zustimmen, soweit es das Gebiet des Tarsus selbst betrifft. An der inneren und äußeren Lidkante und dem Unterrand des Tarsus konnte ein regelmäßiges aber nicht immer gleichförmiges Papillenbild festgestellt werden, wie die Abb. 9—11 verschiedener Lidränder zeigen. Der Papillarkörper des Lidrandes besteht danach aus einem markanten System von Leisten, die nicht allein in senkrechter Richtung zum Lidrand verlaufen, sondern eine netzförmige, schwammartige Struktur zeigen. Um die Ausmündungen der Meibomschen Drüsen kommt es zu einer Anordnung des Leistennetzes zu ringförmigen Systemen. Die Reihe der Ausmündungsöffnungen der Meibomschen Drüsen bildet innerhalb des papillären Leistennetzes eine Grenze. Von den Drüsenmündungen bis zu dem cutanen Rand der Lidkante ist das Leistennetz zarter gestaltet als jenseits der Drüsenmündungen bis zur inneren Lidkante. Hier besteht das Leistennetz aus sehr starken Systemen, die bandartig über den ganzen unteren Lidrand und die untere Tarsuskante hinwegziehen (Abb. 9 u. 10). Dieses System des Leistennetzes löst sich bald in einzelne kurze und runde sowie stumpf endende Papillen auf. Dieses Gebiet zeigt eine unregelmäßige Papillarkörperstruktur: breite Pk wechseln mit schlanken ab, höhere mit kürzeren, eine Übergangszone zu einem Gebiet, das Virchow als die Zone der Rinnen und Plateaus bezeichnet. Die Plateaus, breite und sehr flache Papillarkörper, sind

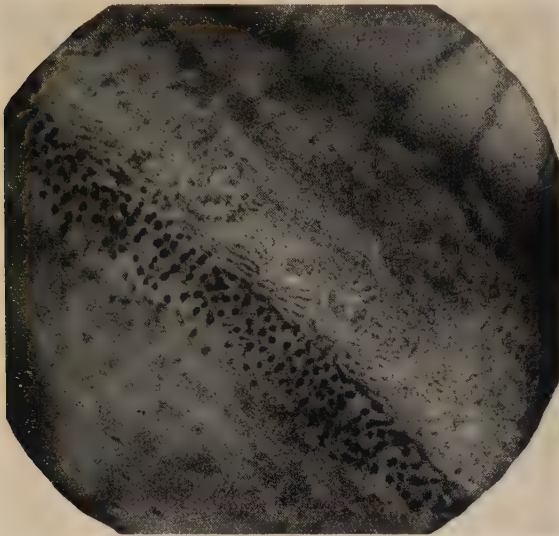


Abb. 10. Oberlid eines Erwachsenen. Im Vergleich zur Abb. 9 ist das gesamte Leistennetz des Pk zarter gestaltet (individuelle Variation). Panphot, Ultropak, Lichtgrün, 21 : 1, auf $\frac{4}{8}$ verkleinert

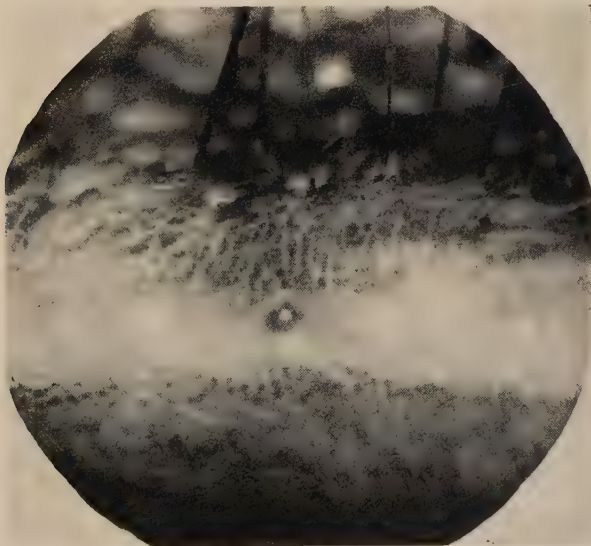


Abb. 11. Unterlid eines Erwachsenen. Die Papillarkörpergestaltung des Unterlides unterscheidet sich nicht durch die Art der Anordnung des Leistennetzes, sondern durch die Stärke der Leisten
Panphot, Ultropak, Anfärbung mit Jod, 21 : 1, auf $\frac{4}{8}$ verkleinert

schon in der zweiten Zone zwischen die einzelnen Papillen eingestreut. In der dritten Zone beherrschen sie das Bild. Die Plateaus überragen nicht, wie die übrigen Pk, das Niveau der Tunica propria, sie erscheinen wie herausgestanzt aus einer einheitlichen, bindegewebigen Platte. Wenn Lauber von einer sehr wechselnden Ausbildung der Papillen in der Bindehaut der Augenlider spricht, dann trifft das besonders für das Gebiet der Rinnen und Plateaus zu. Ich konnte immer wieder feststellen, daß dieses Gebiet von vollkommen papillenfreien Zonen unterbrochen wird. Vor allem ist die Schleimhaut über der Tarsusmitte vielfach ganz papillenfrei, während die lateralen und medialen Abschnitte die genannten Rinnen und Plateaus zeigen. Unterschiede individueller Art, sowie von Ober- und Unterlid sind vorhanden, lassen sich aber nicht bei der großen Variabilität der Formgestaltung der Papillarkörper in allgemeingültige Regeln fassen.

Mit Hilfe der Methode der Epithelmazeration und der nachfolgenden Lupenbetrachtung im schräg auffallenden Licht, lassen sich, wie ich zeigen konnte, außerordentlich schöne Bilder der Papillarkörper auch von Schleimhäuten gewinnen. Wenn auch vieles über die Gestaltung der Papillarkörper mit Hilfe anderer Methoden bekannt wurde, so besitzt doch diese Methode gegenüber den anderen den Vorteil der größeren Einfachheit. Sie ist ferner geeignet Überblicke über größere Abschnitte des zu untersuchenden Objektes zu geben und erleichtert damit den Einblick in konstruktive Zusammenhänge eher, als z. B. die mikroskopische Schnittmethode. Nicht zuletzt kann sie als wertvolle Ergänzung zum anatomischen Unterricht auch dem Studierenden als ein einfaches, aber sehr instruktives Mittel zum Studium von Papillarkörpergestaltungen dienen.

Ergebnisse der Untersuchungen

Durch Essigsäuremazeration wurde das Epithel der Schleimhäute von Zunge, Lippe und Augenlid entfernt und die Gestaltung der bindegewebigen Papillarkörper dieser Schleimhäute mittels binokularer Lupe im schrägen Auflicht studiert.

Die Vorzüge dieser einfachen Methode werden durch Beschreibung und Abbildung von Papillarkörper der Pap. filiformes, conicae, fungiformes, der Rugae laterales und der Pap. circumvallatae dargelegt.

Auf Grund des guten Überblickes über die gesamte Oberfläche der studierten Objekte sind die allgemeinen Bauprinzipien der Papillarkörper und deren Abwandlungen sowie Anordnung einfacher zu erkennen als mit anderen Methoden.

Einzelheiten der Gestaltung der Papillarkörper werden eingehend geschildert und es wird versucht, aus der Vielzahl der Formen das jeweils Grundsätzliche zu erkennen und zu beschreiben.

Die gewählten Objekte ließen an Stellen, die besonderer mechanischer Beanspruchung ausgesetzt sind, ein reich gestaltetes Papillenbild erkennen, wobei eine Vermehrung der Zahl als auch eine Vergrößerung der Einzelpapille in der Regel zu beobachten waren.

Die einfachste Form der Schleimhautpapillen ist die schlanke, fadenförmige Papille, die an allen Objekten beschrieben werden konnte. Sie findet sich entweder als Solitärpapille oder als Sekundärpapille auf stärkeren Papillengrundstöcken mehr oder weniger zahlreich angeordnet.

In der Regel stehen die Papillarkörper in Reihen, die nicht immer parallel zueinander laufen, sondern auch konvergierend ineinander übergehen oder auf eine besonders markante Stelle des Gewebes (z. B. Sulcus medianus linguae, Frenulum labii usw.) zustreben können. Drüsenausführungsgänge werden kreisförmig umstanden.

Gelegentlich werden die Papillenreihen nicht durch einzelne Papillen, sondern durch ungegliederte Leisten (Augenlid) oder Wälle (Randorgane der Zunge) fortgeführt.

Über den Papillarkörper der cutanen Schleimhäute

Zusammenfassung

Die Papillarkörper von Schleimhäuten (Zunge, Lippe, Augenlid) wurden durch Epithelmazeration mittels Essigsäure dargestellt und mit der binokularen Lupe im Auflicht studiert. Die Methode besitzt gegenüber anderen den Vorzug der größeren Einfachheit. Sie erleichtert den Überblick über größere Abschnitte des zu untersuchenden Objektes und den Einblick in konstruktive Zusammenhänge. Die Gestaltungen der Papillarkörper der Zungenpapillen sowie der Schleimhautpapillen der Lippe und des Augenlides

werden im einzelnen geschildert, und es wird versucht, aus der Vielzahl der Formen das jeweils Grundsätzliche zu erkennen und zu beschreiben.

О папиллярном тельце слизистых оболочек кожи

Краткое содержание

Изображали папиллярные тельца слизистых оболочек (языка, губ, века) мазарированием эпителия уксусной кислотой и изучали их при помощи бинокулярной лупы в падающем свете. По сравнению с другими этот метод имеет преимущество большей простоты. Метод облегчает выяснение конструктивных соотношений тканевых элементов. Подробно описывают структуру папиллярных телец сосочек языка как и сосочек слизистой губ и века и делается попытка распознавать, описать и характеризовать разнообразие форм отдельных типов.

On the papillary body of the cutaneous mucosae

Summary

The papillary bodies of mucosae (tongue, lip, eyelid) were visualized by epithelial maceration using acetic acid and studied with a binocular magnifier on illumination by incident light. The method deserves the preference over others for its greater simplicity. It facilitates the survey of larger portions of the object under examination and the insight into structural relations. The author describes in detail the shapes of the papillary bodies of the lingual papillae and of the mucous papillae of the lip and eyelid and makes an attempt to recognize and describe the common in the variety of shapes.

Sur le corps papillaire des muqueuses cutanées

Résumé

Les corps papillaires des muqueuses (langue, lèvres, paupière) ont été représentés par macération épithéliale au moyen d'acide acétique et étudiés avec la loupe binoculaire en éclairage d'en haut. La méthode offre sur d'autres l'avantage de plus grande simplicité. Elle rend plus aisé d'embrasser d'un coup d'œil d'assez grands secteurs de l'objet à examiner et de se faire une opinion sur les

relations structurales. L'auteur décrit en détail les formations des corps papillaires des papilles linguales ainsi que des papilles muqueuses de la lèvre et de la paupière, et s'efforce de reconnaître et décrire le caractère commun dans la variété des formes.

Schrifttum

Greb, W.: Z. Anat. **110** (1939) 247. — Hassal, zit. n. Krause. — Horstmann, E.: Acta Anatomica XIV (1952) 23. — Hou Jensen, H. M.: Z. Anat. **102** (1934) 348. — Huschke, zit. n. Krause. — Jurisch, A. Z. Anat. **66** (1922) 1. — Koeppe, zit. n. Lauber. — Köllicker, A.: Gewebelehre 2. Band Leipzig (1852). — Krause, G.: Diss. Königsberg (1908). — Lauber, H.: Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen III/2 Berlin (1936) 530. — Malpighius, zit. nach Jurisch. — Münch, F.: Morph. Arb. **6** (1896) 605. — Neuffer, E.: Z. Anat. **75** (1925) 319. — Schumacher, S.: Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen. V/1 Berlin (1927). — Simon, E.: Z. Anat. **116** (1951) 52, 168 und 179.

Morphologische Studien zur Funktion des Lidapparates beim Menschen¹

(4. Beitrag zur funktionellen Anatomie des Auges)

Von

Johannes Rohen

Mit 25 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 24. März 1952)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	43
II. Material und Methodik	46
III. Untersuchungsergebnisse	47
1. Die Muskulatur der Lider	47
a) Der M. orbicularis oculi	47
b) Die Muskulatur der Tränenwege	57
c) Der M. levator palp. sup. und die glatte Muskulatur der Lider	61
2. Das Bindegewebsgerüst der Lider	65
3. Das Gefäßsystem der Lider	72
IV. Die funktionelle Bedeutung dieser Befunde	76
1. Der Bewegungsmechanismus der Lider	76
2. Der Lidhebemechanismus	85
3. Der Mechanismus der Tränenableitung	88
V. Ergebnisse der Untersuchungen	92
VI. Zusammenfassung	94
VII. Literatur	95

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Mainzer Akademie der Wissenschaften und der Literatur.

I. Einleitung

Am Lidapparat finden sich eine Reihe interessanter, zum Teil komplizierter Funktionsmechanismen, deren morphologische Grundlagen noch wenig geklärt sind. Am besten untersucht ist der Bewegungsmechanismus der Lider am Lebenden (Arlt, Garten, Gad, Schirmer, Henke, Frieberg, Reitsch, O. Weiss u. a.). Während das Oberlid beim Lidschlag in der Hauptsache eine Vertikalbewegung ausführt, vollzieht das Unterlid vor allem eine Horizontalbewegung. Dabei wird der laterale Lidwinkel etwas nach medial und unten gezogen, sowie gleichzeitig zugespitzt (s. Abb. 21). Reitsch hat zum erstenmal darauf aufmerksam gemacht, wie wenig eine solche Bewegung von einem „Kreismuskel“ ausgeführt werden kann. Er schlug daher den Vergleich mit einem horizontal gelegten Hufeisen vor. Aber auch diese Vorstellung, die Reitsch durch keine morphologischen Befunde näher begründet hat, entspricht den komplizierten Gestaltveränderungen des Lidapparates beim Lidschlag nur unvollkommen. Macht doch das Oberlid andere Lidschlußbewegungen als das Unterlid und der laterale Quadrant andere als der mediale; schließlich wird noch das Unterlid nasal gehoben und temporal gesenkt, sowie das Ganze medialwärts bewegt. Nicht zuletzt werden die Lider dabei aus der Orbita herausgeklappt und zur Mitte gezogen. Für eine so komplizierte und in jedem Quadranten speziell abgewandelte Muskelbewegung ist die Vorstellung eines kreisförmigen oder hufeisenähnlichen Muskels unzureichend und viel zu grob. Besonders für den lateralen Quadranten liegt die Frage nahe, warum sich hier beim Lidschlag nicht die Lidspalte ausrundet, wenn die Muskelfasern doch den Lidwinkel bogenförmig umkreisen. Allerdings weist man in diesem Zusammenhang gern auf die sog. Raphe palpebralis lat. hin, die nach Whitnall aus den ‚verflochtenen Enden der palpebralen Fasern des Orbicularis‘ besteht, von vielen Autoren auch mit dem lateralen Lidband verwechselt oder als eine sehnige Unterbrechung des Muskels angesehen wird. Eine genauere Beschreibung dieser Raphe habe ich nirgends finden können. Meist wird sie für etwas ähnliches gehalten wie die Raphe pharyngis oder mylohyoidea. Merkel und Kallius haben sie mit einer Inscriptio tendinea verglichen. Wie ich unten zeigen werde, gibt es aber eine solche Raphe nicht; und so bleibt das Problem wiederum ungelöst, in welcher Weise der Orbicularis beim Lidschluß lateral zurückgehal-

ten wird. Eine andere Frage, die Benninghoff aufgeworfen hat, ergibt sich aus dem umgekehrten Vorgang: Wie wird der Orbicularis wieder in seine Ausgangsstellung zurückgeführt, d. h. wie werden die Bögen wieder gespannt? Im palpebralen Teil des Oberlides wird dafür meist die Sehne des *M. levator palp. sup.* verantwortlich gemacht. Aber in den übrigen Abschnitten des Orbicularis bleiben die Verhältnisse ungeklärt, abgesehen davon, daß auch die übliche Vorstellung der Levatoraponeurose sehr einer Erweiterung bedarf. Am sagittalen Durchschnitt läßt sie sich bereits nach kurzer Wegstrecke nicht mehr als ein selbständiges, gut abgrenzbares Gebilde von dem übrigen Lidbindegewebe abtrennen. Das übliche Schema mit den fächerförmig den Orbicularis durchstrahlenden Sehnenenden ist zumeist eine gedankliche Konstruktion. Hinzukommt, daß ja der *M. levator palp.* mit seiner Aponeurose — wie der ganze Lidapparat — bei jeder Bewegung der Quere nach gedehnt werden muß, was seinen Wirkungsmechanismus kompliziert und Hilfsstrukturen erforderlich macht.

Schließlich soll einmal die Frage aufgeworfen werden, wie eigentlich die Hebung oder Senkung der Lider, besonders natürlich des Oberlides, möglich ist. Bei der Hebung z. B. wird ja das durch den Tarsus versteifte Lid im ganzen in die Orbita zurückgeschlagen, ohne daß eine wesentliche Verdickung oder Gestaltänderung des Lides selbst erfolgt. Wohin kann ein so großes Gewebstück zurückgeklappt werden, ohne daß irgendwo gewebliche Stauchungen oder Verzerrungen auftreten, und wie verändern sich die angrenzenden Teile dabei?

Ein letzter Problemkreis wird endlich mit der Frage nach dem morphologischen Bau der Tränenwege angeschnitten. Die zahlreichen Hypothesen und Theorien über den Mechanismus der Tränenableitung, die aufzuzählen und darzustellen hier zu weit führen würde, beweisen an sich ja nur unsere lückenhaften Kenntnisse. Die morphologischen Arbeiten über den Tränenapparat (v. Hasner, Klodt, Pröbsting, Walzberg, Krehbiel, Merkel, Henke, Halben, Gallenga u. a.) liegen fast alle lange zurück und sind meist mit sehr einfachen Mitteln ausgeführt worden. Eine Rekonstruktion der Muskelverhältnisse hat bisher nur Gallenga, aber leider in sehr skizzenhafter, und z. T. auch unrichtiger Weise gegeben. Die physiologischen und klinischen Arbeiten (Petit, Foltz, Weber, v. Haller, Gad, Scimemi, Hoppe, Schirmer, Molinelli, Arlt, Frie-

berg, Rochat u. Benjamins, O. Weiss u. a.) basieren in der Regel auf Beobachtungen am Lebenden oder Patienten, ohne genügende Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse. Zwischen den zahlreichen, immer wieder modifizierten Kompressions- und Dilatationstheorien läßt sich klinisch oder physiologisch nichts entscheiden, bevor nicht die genaue räumliche Anordnung der Muskulatur sowie ihre Beziehung zum Tränenapparat klar gestellt ist. Auch alle anderen physiologischen Theorien zur Tränenableitung sind heute noch ohne entsprechende morphologische Grundlagen. Die im vorigen Jahrhundert oft meisterhaft geübte makroskopische Präparationstechnik reichte für die Klärung dieser Strukturverhältnisse nicht aus, da sie dafür bereits zu klein sind, und die histologische Technik war noch nicht genügend entwickelt. So klafft hier — wie auch am übrigen Lidapparat — eine Lücke, die durch das Auseinanderfallen der makroskopisch erarbeiteten Befunde einerseits und der histologischen Beschreibungen andererseits entstanden ist. Hinzukommt, daß der Feinbau fast ausschließlich am sagittalen Durchschnitt in der Bildmitte studiert wurde. Dieser gibt zwar eine gute Übersicht, stellt aber im Gesamtgefüge des Lidapparates nur einen Einzelfall dar und kann über viele Strukturprobleme nur wenig Aufschluß geben. Ich habe daher in diesem Zusammenhang besonders Flach- und Horizontalschnitte bevorzugt.

So erklären sich die zahlreichen Widersprüche und Unklarheiten, die sich in der nicht geringen anatomischen, physiologischen und klinischen Literatur über den Lidapparat finden. Die vorliegende Untersuchung möchte dazu beitragen, diese Lücken durch eine spezielle Studie innerhalb des makro-mikroskopischen Raumes (Benninghoff) schließen zu helfen, um damit zugleich einige Widersprüche und Streitpunkte einer Klärung näherzubringen.

Da die erwähnten, mechanischen Funktionsprobleme bei Säugern wegen des andersartigen Baues von Orbita und Schädelskelett ganz anders liegen und sich bei ihnen auch noch andere Besonderheiten zeigten (3. Augenlid usw.), sollen diese Befunde später gesondert behandelt werden. Es sei jedoch gestattet, an manchen Stellen schon hier wegen des speziellen Zusammenhanges vorgehend einiges von diesen Befunden anzuführen.

II. Material und Methodik

Da, wie sich vielfach gezeigt hat (s. a. A. Dabelow 1951), funktionelle Strukturen bei Föten in der Regel bereits deutlich ausgebildet sind, wurde hier vor allem Material von älteren Föten, Frühgeburten und Neugeborenen untersucht. Es lagen mehrere vollständige Schnittserien in allen drei Raumebenen von Neugeborenenlidern, sowie Material von einem zweijährigen Kinde und mehreren Erwachsenen verschiedenen Alters vor.

Für die Untersuchung verschiedener Funktionszustände ist naturgemäß menschliches Material nicht erreichbar, andererseits konnte auch das Tierexperiment nur bedingt zum Vergleich herangezogen werden, da die Lidmechanismen z. T. sehr wesentlich anders ablaufen. Da kam uns ein Zufall zu Hilfe: Ein kräftiger, 39-jähriger Mann, der durch einen verzweifelden Sprung unter einen D-Zug ums Leben gekommen war, konnte kurze Zeit post Exitum mit geöffneten Lidern fixiert werden (Abb. 22 und 24). Obwohl die Lidstellung nicht extrem weit war, lag in diesem Falle doch die Gewähr vor, eine echte physiologische Öffnungsstellung festgehalten zu haben. Leider mußte natürlich zum Vergleich ein anderer, nicht gleichaltriger Fall herangezogen werden. Da aber bei Tierexperimenten sich in einigen Punkten ähnliche Befunde ergaben, war dieser Vergleich doch bis zu einem gewissen Grade gesichert.

Methodisch wurde in erster Linie wieder das Verfahren des dicken Schnittes benützt, da ja die üblichen dünnen, histologischen Schnitte keinen Einblick in den räumlichen Zusammenhang der Gewebe ermöglichen. Ich habe zu diesem Zwecke besonders die Azan-, Elastica-, Pasini- und die Massonsche Trichomfärbung für den dicken Schnitt umgearbeitet, sowie auch die von A. Dabelow (1933, 1941) ausgearbeitete Alauncarminfärbung, meist kombiniert mit der Tuscheinjektion der Gefäße benützt. Für Elasticafärbungen hat sich die Modifikation von Petry (1952) für die dicken Schnitte gut bewährt. Die Schnittdicke konnte so durchschnittlich 150—300 μ betragen, was für die Klärung der strukturellen, geweblichen Zusammenhänge meist gut ausreicht. Über Technik und Methodik des dicken Schnittes soll an anderer Stelle noch ausführlicher berichtet werden, so daß hier dieser kurze Hinweis genügen mag.

In viele Strukturzusammenhänge gewinnt man jedoch erst Einblick, wenn man die Schnittuntersuchung durch eine sorgfältige Mikropräparation ergänzt. Diese habe ich besonders am lateralen und medialen Lidwinkel, sowie im Bereich der Tränenwege ausgeführt.

Eine vorzügliche Erweiterung unserer Untersuchungsmethoden innerhalb der Dimension des makro-mikroskopischen Raumes ist neuerdings durch die Polarisationseinrichtung zum Stereomikroskop von Zeiss-Opton erreicht worden. Mit ihr läßt sich ein etwa 3—400 μ dicker Schnitt durch das Spielen mit dem Lichtfeld vollständig austasten und besonders bei Muskelstrukturen ausgezeichnet verwenden. Für Bindegewebe eignet sich das Verfahren nicht so gut. Hier muß man auch dünnere Schnittdicken wählen.

Für viele, aufopfernde Hilfe bei der Laborarbeit bin ich Frl. cand. med. S. Schrader, sowie für die Herstellung der Fotos Herrn Dr. J. H. Scharf zu Dank verpflichtet. Die kleineren Vergrößerungen wurden nach dem Vorschlag von J. H. Scharf (1951) mit dem Vergrößerungsapparat Veigel-Amo-Exact, mit Steinheil Triplar $f=6$ cm hergestellt. (Im Abbildungstext mit „Veigel A. E.“ bezeichnet).

Meinem verehrten Chef und Lehrer, Herrn Professor Dr. Dabelow, danke ich auch diesmal für die rege Anteilnahme am Fortgang der Arbeit sowie für manchen wertvollen wissenschaftlichen Rat.

III. Untersuchungsergebnisse

Der Lidapparat ist ein in besonderer Richtung differenzierter Teil der äußeren Haut. Eine funktionelle Untersuchung des Lidapparates kann somit zugleich einen speziellen Beitrag zur funktionellen Anatomie der Haut im allgemeinen liefern, wie sie bereits von A. D a b e l o w begonnen worden ist. Darüber hinaus wird sich die enge strukturelle Beziehung zur Gesichtshaut im ganzen, besonders beim Orbicularissystem zeigen, so daß diese Darstellung zwangsläufig nur einen Ausschnitt aus einem größeren Systemzusammenhang geben kann. Die Lider sind durch die Ausbildung großer Talgdrüsen mit ihrer dichten Bindegewebshülle (Tarsus), durch einen speziellen Bewegungsapparat (M. levator palp. und M. tarseus), sowie durch die Tränenorgane besonders kompliziert. Da alle auf engem Raum zusammenliegen und z. T. sehr unterschiedliche Funktionen erfüllen, müssen Strukturen vorhanden sein, die die Ausführung aller Aufgaben unter Aufrechterhaltung des räumlichen Verbandes und Systemgefüges ermöglichen. Die enge Ineinanderfügung der Einzelsysteme macht es schwierig, diese zunächst ohne Berücksichtigung der andern zu besprechen. Dennoch ist dies erforderlich, um später alle in ihrem funktionellen Zusammenhang gemeinsam besprechen zu können.

1. Die Muskulatur der Lider.

a) Der M. orbicularis oculi

Der M. orbicularis oculi wird meist als eine Hautmuskelplatte dargestellt, deren Fasern am Lig. palp. med. usw. entspringen, kreisförmig um den Lidspalt herumlaufen und an der anderen Seite des Ligaments wieder ansetzen. Dabei werden auch Sehnen an die Haut abgegeben, ohne daß jedoch darüber genaueres bekannt ist (Eisler, Lauber u. a.). Lateral soll der Muskel eine



Abb. 1. Neugeborenes, Flachschnitt $100\ \mu$, Azan, polarisiertes Licht, Panphot. Vergr. 32fach
Palpebrale Portion des *M. orbicularis oculi* in der Flächenansicht. Die Geflechtstruktur des *Orbicularis* ist erkennbar



Abb. 2. Fetus ca. 40 cm, Flachschnitt, Oberlid am Übergang, in die Stirnhaut, $200\ \mu$, Alauncarmin,
Polarisiertes Licht, Panphot. Vergr. 21fach.
Die gitterartige Aufsplitterung des *Orbicularissystems* gegen die Stirnhaut hin ist zu erkennen

Raphe bilden, die E i s l e r wie eine Zwischensehne abgebildet hat. Im ganzen wird eine pars palp., orbitalis und lacrimalis (Horneri) unterschieden, sowie der M. ciliaris (Riolani), der als Abspaltung am Lidrand aufzufassen ist (H. Virchow). Auf dem sagittalen Durchschnitt erscheint der Muskel in Bündel gegliedert, die dachziegelförmig gegeneinander geneigt sind und von Bindegewebszügen durchsetzt werden.

Auf Flachschnitten erkennt man aber, besonders am dicken Schnitt, daß in diesen Bündeln nicht immer die gleichen Muskelfasern verlaufen, sondern daß ein geordneter Austausch zwischen ihnen vorkommt. Die Bündel bleiben dabei als Strukturform erhalten. Sie erscheinen im dicken Flachschnitt wie flache, lamelläre Bänder, die in regelmäßigen Abständen etwas schräg übereinander geschichtet sind und aus zahlreichen Einzelfasern bestehen. Durch den Faseraustausch von Gruppe zu Gruppe entsteht ein netzartiger Aufbau (Abb. 1), der für den Orbicularis außerordentlich charakteristisch ist. Dabei behalten die Bündel im ganzen einen elliptischen, bogenförmigen Verlauf durch die Lider bei. Diese Bögen sind im Oberlid und Unterlid verschiedenartig und splittern sich peripher im orbitalen Abschnitt so stark auf, daß gitterartige Überkreuzungen entstehen (Abb. 2), wodurch die zunächst flachen, elliptischen Bögen aufreißen und sich in eine mehr oder weniger steile „gotische Spitzbogenform“ umwandeln (Abb. 3). Sie sind nahe dem Lidrand flach, die Verflechtungen wenig auffallend und eng zusammengedrängt. Nach peripher lockert sich das Gefüge immer mehr auf, die Bögen werden spitzer und steiler, bis schließlich der „Ring“ aufreißt und sich die Fasern mit ihren Endsehnen überkreuzen (Abb. 2). Damit wird die Kreisform des Muskels endgültig aufgegeben. Dieses Spitzbogengitter, wie es sich besonders schön bei Hund und Katze zeigen läßt (Abb. 3), findet sich beim Menschen eigentlich nur im Oberlid am Übergang der orbitalen Portion des M. orbicularis in den Bereich des M. frontalis. Im lateralen und maxillaren Quadranten des Lidapparates kommt es bereits in abgewandelter Form vor. Im Grenzgebiet gegen den M. frontalis findet man zahlreiche, direkte Übergänge von Frontalisfasern in die pars orbitalis. Diese mischen sich nach kurzem, bogenförmigem Verlauf den Orbicularisbündeln bei (Abb. 10). Medial gehen sie als Ganzes in den Lidbereich über. Ein anderer Teil von Frontalisfasern durchsetzt aber die Maschenräume des eben geschilderten Gitters gradlinig und strahlt direkt in die Haut



Abb. 3. Katze, Flachschnitt, Oberlid, 300 μ , Tuscheinjektion-Alauncarmin, Veigel A. E. Vergr. 13,5fach (Agfa-Printon-Platte, unsensibilisiert)

Man überblickt das ganze Orbicularissystem des Oberlids. Li.-oben. 5 Sinushaare schräg getroffen, am unteren Bildrand Meibomsche Drüsen. Die flachen Bögen des Orbicularis reißen nach oben immer mehr auf und überkreuzen sich schließlich

ein. Dabei bildet er meist ein feines, längsgestelltes Fasergitter, das in gleicher Anordnung in die Hautsehnen übergeht.

Die nach medial einbiegenden Züge des *M. frontalis* werden senkrecht durchkreuzt von Orbicularisfasern, die vom übrigen System abzweigen und horizontal an ihre Ursprungsstellen in der medialen Augengegend ziehen. Sie werden meist als *M. corrugator glabellae* (*M. depressor capitis supercilii* oder *M. superciliaris medialis*) besonders bezeichnet. Diese Fasern ordnen sich innerhalb der orbitalen Portion dem allgemeinen Orbicularisgefüge unter und sind hier nicht von diesem unterscheidbar. Erst medial spalten sie sich von den übrigen in der charakterisierten Weise ab.

Die für die Flächenausdehnung beschriebene Struktur des *M. orbicularis* wiederholt sich in kleinerem Ausmaß in der horizontalen Ebene nochmal. Das Lid ist ja auch transversal gebogen. Betrachtet man die erwähnten Orbicularisbänder im dicken Transversalschnitt in großer Übersicht, so bemerkt man, daß sie nicht aus parallel verlaufenden Einzelfasern zusammengesetzt, sondern in ähnlicher Weise verflochten sind wie bei der Flächenausbreitung die Bündel selbst. Conjunctivawärts sind die Fasern zwar so dicht

aneinandergelagert, daß sie fast parallel erscheinen. Hautwärts aber splittert das Gefüge immer mehr auseinander, wobei die Muskelfasern in ihre Sehnen übergehen (s. a. Abb. 25). Diejenigen Fasern, die sehnig werden, lösen sich dann aus dem Verbande, laufen meist isoliert oder in kleinen Gruppen auseinander und ziehen sich mit denjenigen der Gegenseite überkreuzend spitzwinklig an die Haut. Die Sehnen sind elastisch und befestigen sich in der Hauptsache im elastischen Netz der Haarfollikel. Die Orbicularissehnen bilden damit einen Teil jenes feinen, regelmäßigen Bindegewebsgitters im Corium der Lidhaut, das unten noch beschrieben wird (Abb. 14).

Besonders kompliziert ist der Aufbau der Orbicularismuskulatur im lateralen Quadranten. Hier zeigte sich ein besonders enger funktioneller Zusammenhang zwischen Bindegewebe und Muskulatur.

Bei Flachschnitten von außen nach innen beobachtet man zuerst zahlreiche, feine Hautbündel unmittelbar unter der Epidermis, die ihren gestreckten Verlauf von der palpebralen Portion her beibehalten und in Verlängerung der Lidspalte radiär in die Haut abstrahlen (Abb. 4). Die Abbildung läßt auch erkennen, daß an dieser Stelle die Gliederung der Haut selbst der Verlaufsform dieser Muskelbündel entspricht. Die Haar- und Drüsenquerschnitte, die Gruppierung der Bindegewebsbündel zeigen die gleiche Anordnung. Auf tieferliegenden Schnitten treten die kräftigen Orbicularisbündel hervor, die den Lidwinkel umziehen. Sie laufen senkrecht zu den vorigen, bilden aber nirgends eine Raphe oder eine sehnige Unterbrechung. Am dicken Flachschnitt zeigt sich hier eine charakteristische Muskelstruktur, die nicht unähnlich ist derjenigen, die R. D a b e l o w (1951) am Transversussystem der Zunge beschrieben hat. Die Fasern laufen nicht in parallelen Ringen um den Lidwinkel herum, wie das immer beschrieben wird. Es spalten sich vielmehr die Bündel kurz vor der horizontalen Lidebene in zwei Gruppen. Die eine zieht mehr peripher unter Überkreuzung mit der Gegenseite, die andere biegt mehr lidkantwärts ab, ebenfalls unter Überkreuzung mit den gegenseitigen. Dadurch kommt in dieser Zone eine grobe Kreuzungsstruktur zustande, in die die Faserbündel oft sogar mit einer starken winkligen Neigung zueinander einstrahlen. Diese wird immer geringer, je weiter man sich vom Lidspalt nach außen entfernt. Die ganz peripheren Muskelgruppen finden schließlich den Anschluß an die

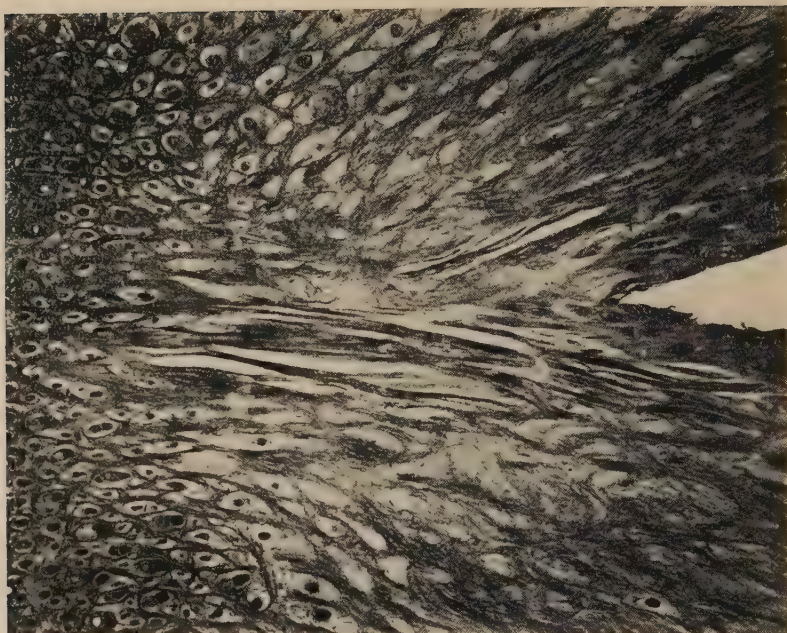


Abb. 4. Neugeborenes, Lateraler Lidabschnitt, Flachschnitt 100 μ , Azan, Veigel A. E. 13fach. Der Schnitt liegt dicht unter der Epidermis. Man sieht die radiären, in Richtung der horizontalen Lidachse laufenden Orbicularisfasern, die hier von der pars palpebralis abzweigen

orbitalen Fasern der Gegenseite nicht mehr und splittern quer in die Schläfen- bzw. Wangenhaut (M. malaris Henle) ab.

Durch diese Gitteranordnung, die in der charakterisierten Weise nur in dieser schmalen Zone besteht, werden also alle Fasergruppen mehrfach verankert. Direkt bogenförmig weiterlaufende Bündel gibt es nicht. Durch die Aufspaltung und gleichzeitige Überkreuzung werden die Muskelfasern neu gruppiert und eine direkte Kraftübertragung verhindert. Hinzu kommt noch ein drittes System von Fasern, die sich von den eben erwähnten radiär nach unten abspalten. Sie ziehen durch die Zwischenräume der „umkreisenden“ Fasergruppen hindurch in eine darunterliegende, kräftige Bindegewebsschicht. Sie trennen sich meist von den übrigen kurz vor dem Erreichen der horizontalen Lidebene ab, biegen dann in kurzen Bögen radiär in die Tiefe (Abb. 5) und werden hier bald sehnig. Diese Sehnen bilden einen wichtigen Anteil jener kräftigen, unmittelbar unter der Orbicularisplatte gelegenen Bindegewebsmasse, die ich gern als „Lig. palp. lat.

superf.“ bezeichnen möchte. Es wird unten davon noch gesprochen werden. (Vgl. auch Abb. 15.)

Eine andere Gruppe von Muskelfasern sondert sich schließlich überhaupt vom Orbicularissystem aus und biegt kurz hinter dem lateralen Lidwinkel in das „eigentliche“ laterale Lidband ein, das ich aus unten noch zu schildernden Gründen gern als Lig. palp. lat. prof. bezeichnen möchte. Es handelt sich dabei vor allem um den Lidrandteil und die palpebralen Fasern des Orbicularis. Diese verlassen am lateralen Canthus die Lidebene, kreuzen spitzwinklig zur Gegenseite und strahlen schräg nach hinten in das untere Lidband ein, das somit zu einem beträchtlichen Teil aus den Sehnen dieser Orbicularisfasern besteht (Abb. 15, sowie Abb. 16). So entsteht auf dem Flachschnitt direkt am lateralen Lidwinkel ein spitzbogiges Feld, ähnlich wie ein liegendes gotisches Fenster, das aus den Quer- oder Schrägschnitten dieser sich kreuzenden Fasern besteht und genau in ein gleiches, größeres Feld eingefügt ist, das die zum Lidband strahlenden Bindegewebszüge der beiden Tarsi bilden (Abb. 16). Die kräftige Gitterstruktur

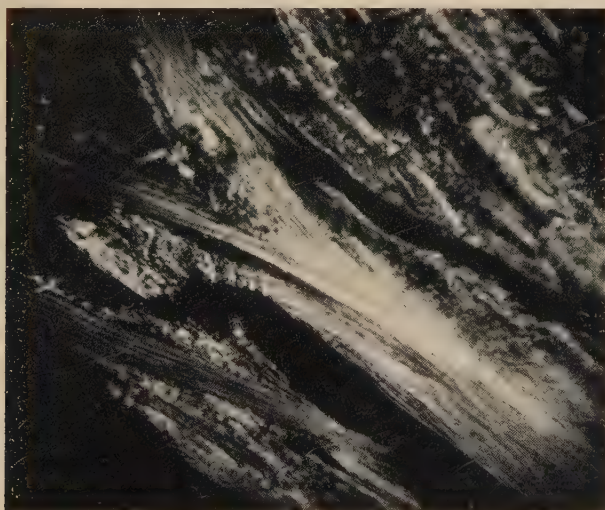


Abb. 5. Erwachsener, Lateraler Lidabschnitt, Flachschnitt 200 μ , Azan, Polarisiertes Licht. Panphot. Vergr. 21fach.

Lat. Lidwinkel liegt in der li.-oberen Bildecke. Die Bilddiagonale von li.-ob. nach re.-unten entspricht der horizontalen Lidachse. Zwei Muskelfasern, jeweils vom Ober- und Unterlid, die vom palpebralen Teil des M. orbicularis kommen, laufen sehnig in das „lig. palp. lat. superf.“ aus. Neben dem Band liegen die Schatten von zwei größeren Gefäßen, die in dieser Zone immer parallel zur Lidachse d. h. entsprechend der Hauptstruktur des Gewebes angeordnet sind

des lateralen Lidbandes (Abb. 16) entsteht also u. a. auch dadurch, daß diese Orbicularisfasern sich vorher durchkreuzen, im Lidband als Sehnen weiterlaufen und endlich am Periost der lateralen Orbitawand ansetzen.

Am lateralen Lidwinkel lassen sich also im ganzen vier verschiedene Fasergruppen unterscheiden. Zuerst die radiär in die Haut abstrahlenden, oberflächlichen Orbicularisfasern, dann diejenigen, die um den Lidwinkel herumlaufen und dabei das charakterisierte Gitter bilden; drittens die dabei nach unten abzweigenden Bündel zum obersten Lidband und endlich jene Fasergruppe, die unter spitzbogenförmiger Überkreuzung in die Tiefe verschwindet und im untersten lateralen Lidband fixiert ist. Wir sehen also, daß ein beträchtlicher Teil von Muskelfasern aus dem „Ringverlauf“ abbiegt und radiäre Züge bildet. Außerdem gibt es noch zahlreiche andere, die in Verlängerung der um den Lidwinkel herumziehenden zur Haut abzweigen. Auf Horizontalschnitten sieht man daher unter der Epidermis hier viele einzelne Hautbündel als Querschnitte liegen. Lateral davon schiebt sich dann, meist etwas keilförmig, das subcutane Fettgewebe der angrenzenden Haut vor (vgl. auch Abb. 15).

Wiederum etwas anders liegen die Verhältnisse im Unterlidabschnitt des Orbicularis, obwohl sich auch hier die gleiche Grundstruktur erkennen läßt. Die Maschen der palpebralen Bündel liegen wieder sehr eng aneinander und bilden flache Bögen um den Lidspalt. Diese werden nach caudal allmählich auseinandergezogen und „reißen“ schließlich auf, so daß winklige Überkreuzungen entstehen (Abb. 6). Dabei beobachtet man — ähnlich wie im Stirnabschnitt — einen ununterbrochenen Übergang der Orbicularisfasern in die mimische Muskulatur der umgebenden Gesichtspartien. Die ganz außen liegenden Fasern des Orbicularis mischen sich dem *M. zygomaticus maj.* bei, biegen also aus dem Ringverlauf ab. Später abzweigende gehen in den *M. zygomaticus minor* und den *M. levator nasi et labii max. lat.* über. Dabei durchkreuzen sie die von medial fächerartig herunterstrahlenden Bündel. Diese erreichen in der Regel auch den lateralen Lidabschnitt gar nicht, sondern ziehen schräg abwärts unter Durchflechtung mit den vorigen an die Haut oder in den tiefer gelegenen Fettkörper der Wange. An dicken Flachschnitten läßt sich erkennen, daß in den Zwischenmembranen dieses Fettgewebes auf große Strecken bestimmte, strukturell gut definierbare, kollagene Faserzüge

laufen, die im Zusammenhang mit dem Hautmuskelsystem stehen. Dem Fettgewebe kommt offenbar hier eine wichtige funktionelle Bedeutung für die Verschieblichkeit und gewebliche Umformung der Gesichtshaut, wie auch die Verankerung des Hautmuskelsystems zu.

Bei der makroskopischen Präparation werden meist die Muskelbrücken des Orbicularisgeflechts durchschnitten und so dieses



Abb. 6. Erwachsener, Mimische Muskulatur des Unterlides präpariert. Makrophoto mit Panphot, jedoch Optik Schneider Culminar 1:4,5, $f = 13.5$. Vergr. 1:1

Die Fasern des Orbicularis bilden ein Geflecht, das sich kaudal immer mehr aufsplittert (vgl. Abb. 3). Die vom temp. Lidabschnitt kommenden Fasern mischen sich dem M. zygomaticus maj. bei, später abzweigende gehen in den M. zygomaticus minor und levator nasi et labii max. lat. über. Die von medial fächerartig herunterstrahlenden Bündel erreichen den lat. Lidwinkel nicht mehr, sondern durchkreuzen bes. kaudal die vorigen und strahlen in die Haut oder den Fettkörper aus. Diejenigen von ihnen, die noch weiter medial liegen, werden bereits als M. levator nasi et labii max. med. bezeichnet

künstlich in ein „Ringsystem“ umgewandelt. An den oft sorgfältig hergestellten Präparaten, die älteren anatomischen Abbildungen zugrunde gelegt wurden (Henle u. a.), erkennt man aber manchmal ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie hier — vor allem auf Grund mikroskopischer Untersuchungen beschrieben werden.

Man sieht schon aus diesen Befunden, daß die übliche Einteilung und Beschreibung der mimischen Muskulatur nicht mehr so vollständig aufrechterhalten werden kann, daß hier Übergänge und übergeordnete Funktionszusammenhänge bestehen. Ganz allge-

mein handelt es sich dabei um ein System höherer Ordnung, in das auch das Fettgewebe, Gefäß- und Drüsensystem einbezogen ist. Eine Untersuchung der mimischen Muskulatur unter diesen Gesichtspunkten ist bisher nicht gemacht worden. Von Herrn Professor Dabelow ist eine funktionelle Studie über den *M. orbicularis oris* in Vorbereitung. Eine spätere Gesamtdarstellung ist vorgesehen.

Eine besondere Stellung innerhalb des Orbicularissystems nimmt die sog. *pars marginalis* (H. Virchow), *M. tarsalis* oder *M. ciliaris* (Riolani) ein. An ihm hat H. Virchow vier Abteilungen unterschieden (*ps. tarsalis ant. und post., ps. ciliaris* und *interglandularis*). Es handelt sich aber um ein einheitliches Muskelsystem, das aus feineren Fasern besteht als der übrige Orbicularis, aber kontinuierlich mit ihm zusammenhängt. An dicken Horizontalschnitten erkennt man eine sehr regelmäßige und klare Gitterstruktur, wie sie in dieser Form sonst am Orbicularissystem nicht vorkommt. Die Kreuzungswinkel sind sehr spitz, das Gitter also langgestreckt. Durch seine Maschen treten die Ausführungsgänge der Meibomschen Drüsen hindurch. Die Einteilung in 4 Gruppen ist immer eine willkürliche, eben auf Grund des sagittalen Querschnittbildes. Diese langgestreckte Kreuzungsstruktur ist am regelmäßigsten im Bereich des Tarsus. Im Ciliarteil wird sie mehr und mehr aufgegeben bis zur völligen Verschmelzung mit dem Orbicularis. Lateral fließen die Fasern des Riolanischen Muskels mit dem palpebralen Abschnitt des Orbicularis zusammen und kreuzen in das laterale Lidband hinein. Medial beteiligen sie sich nicht unwesentlich an der Muskelhülle des vertikalen Tränenkanälchens oder ziehen an ihnen vorbei in die *pars lacrimalis Horneri*. H. Virchow hat die Frage, ob Einzelfasern in die Lidplatte abzweigen oder nicht, offen gelassen. Dies kann man auch am dünnen histologischen Schnitt schwer entscheiden. Es läßt sich aber am dicken Schnitt ganz unzweideutig beobachten, daß zahlreiche Einzelfasern in den unteren Teil des Tarsus, oft unter Änderung ihrer Verlaufsrichtung, abstrahlen und mit elastischen Sehnen an den elastischen Faserkörpern der Drüsenalveolen endigen.

Der *M. ciliaris* gewinnt dadurch nicht nur einen Einfluß auf die Ausführungsgänge, sondern ebenso sehr auf den unteren Teil der Tarsaldrüsen selber.

b) Die Muskulatur der Tränenwege

Über die Tränenableitungswege ist — vor allem in den Jahrzehnten um die Jahrhundertwende — viel gearbeitet worden (v. Hasner, Krehbiel, Heinlein, Merkel, v. Arlt, Henke, Monesi, Walzberg, Klodt, Pröbsting, Halben, Gallenga, Frieberg u. a.). Keine der bisherigen Theorien ist jedoch unwidersprochen geblieben. Es ist in diesem Rahmen unmöglich und auch unnötig, auf die zahlreichen widersprechenden Meinungen ausführlicher einzugehen, da in den letzten Jahren nichts wesentlich Neues hinzugekommen ist und in den Handbüchern (Merkel, Kallius, Eisler, Lauber, O. Weiss) umfangreiche Zusammenfassungen vorliegen. Ganz allgemein kann man sagen, daß die meisten Autoren von klinischen oder physiologischen Beobachtungen ausgehen und dann die anatomischen Tatsachen für ihre Vorstellungen zurechtrücken, ohne diese selber einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Es läßt sich daher heute kaum noch eine Wirkungsmöglichkeit der Muskulatur an den Tränenwegen denken, die nicht schon einmal als Theorie wissenschaftlich diskutiert worden ist. Über die räumliche Anordnung dieser Teile des *M. orbicularis* haben wir aber immer noch keine vollständige Kenntnis. Hinzukommt, daß die Rekonstruktion eines so ausgedehnten Muskelsystems aus den üblichen dünnen Schnittserien auch sehr schwierig, wenn nicht unmöglich ist, andererseits die Verhältnisse für die makroskopische Präparation bereits zu klein sind. Hier kann das Verfahren des dicken Schnittes, besonders auch mit Unterstützung der Gefäßinjektion und der räumlichen Polarisation eine Brücke schlagen.

Die Muskulatur an den Tränenwegen ist ein Teil des Orbicularis-systems. — Im Bereich der vertikalen Schenkel der Tränenröhrchen sieht man die Faserbündel aus ihrer bisherigen Verlaufsrichtung abbiegen (Abb. 7) und das Kanälchen umschlingen. Dabei bildet sich aber kein parallelfaseriger Ring (Merkel, Gallenga, Schirmer, Whitnall u. a.), sondern ein regelmäßiges Muskelgitter, also eine flach sich durchkreuzende und durchflechtende Muskelstruktur (Abb. 8). Daran beteiligen sich auch Fasern vom Lidrandteil des Orbicularis, die aus ihrer geraden Verlaufsrichtung abbiegen und in dieses System einstrahlen. Die Muskulatur des vertikalen Schenkels besteht also räumlich gesprochen aus zwei gegensinnig verlaufenden Schraubenwindungen, die sich unter stumpfen Winkeln kreuzen und gleichzeitig durchflochten sind.

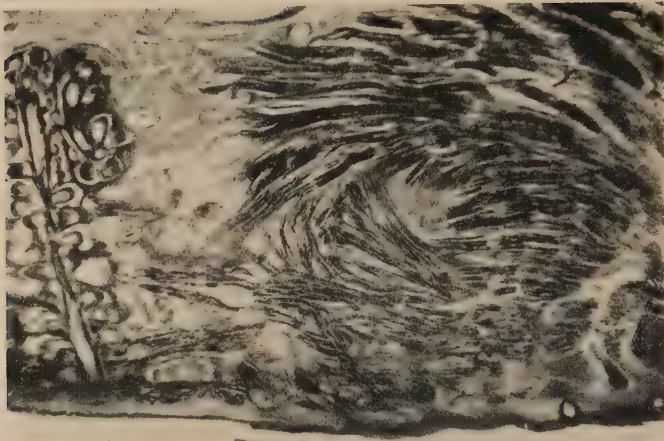


Abb. 7. Neugeborenes, Flachschnitt durch das Oberlid 100 μ , Azan, Panphot. Vergr. 23,5fach Orbicularisstrukturen an der Hinterwand des vertikalen Tränenkanälchens. Man erkennt das Abbiegen der Orbicularisfasern, die sich zu einem Ringgitter um den senkrechten Schenkel des Tränenröhrchens umgruppieren. Links die erste Meibomsche Drüse

Wenn man dies erkannt hat, wird der alte Streit, ob dieser „Sphinkter“, den schon Merkel gesehen hat, nun vollständig, d. h. absolut ringförmig (Merkel, Walzberg, Heinlein, Whittall) oder unvollständig, zwingenartig (Halben, Lauber, Krehbiel u. a.) aufgebaut sei, gegenstandslos, denn alles dies sind ja nur Beschreibungen von Einzelschnittbildern, die jeweils nur einen Ausschnitt aus der Gesamtstruktur betreffen. Daß man an dünneren Schnitten nur selten Muskelfasern vollständig um das Kanälchen herumlaufen sieht, ist nach dem Vorstehenden leicht erklärlich, denn diese Fasern bilden ja Schraubentouren mit einem bestimmten Neigungswinkel zur Horizontalen. Ich möchte daher vorschlagen, statt von einem Sphinkter quadrangularis (Halben) von einem „Sphinkter spiralis canaliculi lacrim. verticalis“ zu sprechen. Daß dieser keinen „Schließmuskel im strengen Sinne des Wortes“ (Lauber) darstellt, kann jedenfalls nicht voll aufrechterhalten werden. Direkt an den vertikalen (Heinlein), wie auch an den horizontalen Schenkeln ansetzende Muskelfasern (Krehbiel, Henke, Halben, Gallenga) habe ich nicht finden können. Es ist das meist auch ein optischer Eindruck am dünnen Schnitt. Bei dickeren Objekten sieht man die Fasern dann um das Kanälchen herum weiterlaufen, ohne sich an ihm selbst anzuheften.

An den horizontalen Tränenröhrchen bildet sich eine etwa 20–30 μ dicke Muskelhülle, die nur aus Längsfasern besteht. Hier

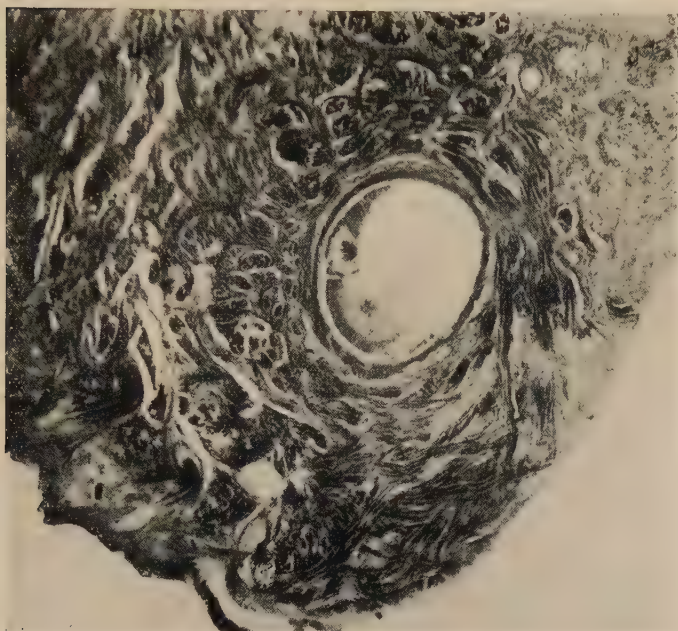


Abb. 8. Neugeborenes, Oberes Tränenkanälchen, Sagittalschnitt, Azan 100 μ , Panphot, Vergr. 32fach

Der horizontale Schenkel des Tränenkanälchens ist kurz vor seinem Umbiegen in den vertikalen Abschnitt quergetroffen. Man sieht daher auf die mediale Wand des vertikalen Schenkels, der auf den nächsten Schnitten senkrecht gegen den unteren Bildrand erscheint. Die längs mit dem horizontalen Teil verlaufenden Muskelfasern (Querschnitte) biegen nach unten (s. bes. re.) ab und bilden um den vertikalen Schenkel ein regelmäßiges Muskelgitter, das räumlich einer doppelten Spirale entspricht und den senkrechten Kanälchensabschnitt wie ein „Sphincter spiralis“ umhüllt.

hat man vielfach von Schraubenverläufen gesprochen (Heinlein, Krehbiel, Klodt, Frieberg, Eisler u. a.), was jedoch von anderen wieder bezweifelt worden ist (Schirmer, Halben, Whitnall u. a.). Am dicken Schnitt läßt sich nun feststellen, daß diese Längsfasern nicht genau in Richtung der Kanälchen, sondern in einem Winkel von etwa 30—40° zu ihnen verlaufen. Sie liegen also immer schräg zu ihnen, woraus sich räumlich eine Schraubenbewegung ergibt. Diese ist aber nicht vollständig. Bei der kurzen Wegstrecke und der schrägen Zugrichtung ergibt sich meist nur eine viertel bis halbe Schraubentour, die am oberen Kanälchen (im Sinne der Verlaufsrichtung definiert) rechts-, am unteren linksspiralig ist. In Höhe der Einmündung in den Tränensack tritt das Ableitungssystem aus seiner spezifischen Muskelhülle heraus. Die vorne gelegenen Fasern setzen mit dem Orbicularis am Lig. palp. med. an, die hinteren bilden den

sog. Horner'schen Muskel. Zwischen beiden Teilen liegt der Tränensack. In Höhe der Einmündung durchkreuzen sich die hinteren Züge (Krehbiel). Die Durchflechtung ist aber gering und betrifft nur die Mittelzone. Die Bündel des Horner'schen Muskels gruppieren sich sehr bald zu einem kräftigen, parallelfaserigen Strang (Abb. 22), der an der Hinterwand des Tränensackes vorbeizieht und in der Hauptsache an der *Crista lacr. post.* ansetzt. Eine direkte Beziehung des Muskels zum Tränensack konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Man hat vielmehr den Eindruck, daß der

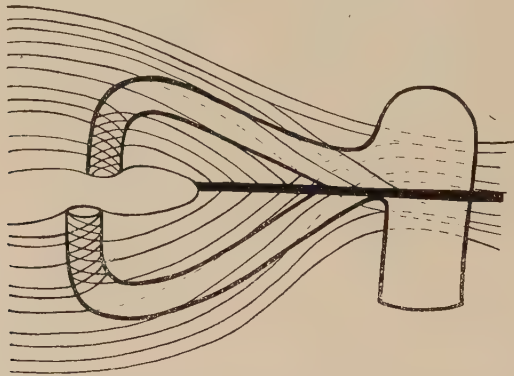


Abb. 9. Schema der Muskelanordnung an den Tränenwegen

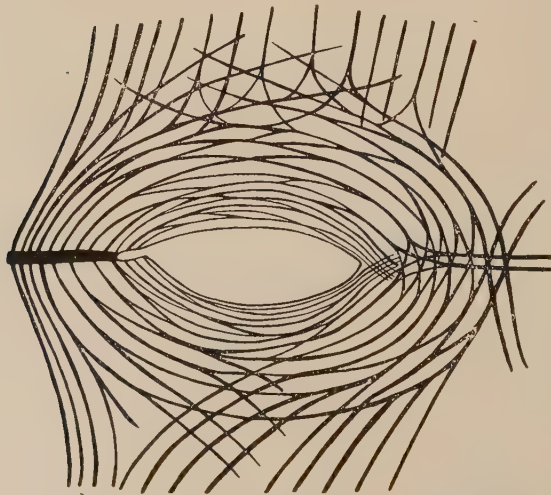


Abb. 10. Schematische Darstellung der Faseranordnung im M. orbicularis oculi. Die pars lacrimalis ist weggelassen (s. dazu Abb. 9)

Tränenweg nach der Einmündung der Kanälchen außerhalb der Muskelwirkungen liegt. Fasern, die sich an der Tränensackwand befestigen, stammen im wesentlichen vom oberen Orbicularisabschnitt, der meist mehr oder weniger senkrecht zum medialen Lidband verläuft. Die Tränensackwand, die ja als ein periostales Blatt die fossa lacrimalis überspannt, besteht aus derbem, kollagenem Bindegewebe. Diesem ist an der Innenseite ein dichtes elastisches Netz beigelegt, das sich zum Tränensack selber wieder auflockert und hier sehr zart wird. Dazwischen liegt eine breite Zone mit Gefäßen und lockerem Bindegewebe.

Aus diesen Verhältnissen geht hervor, daß der Tränensack selber doch relativ geschützt in der fossa lacr. liegt, so daß Kontraktionen der umgebenden Muskulatur sich nur unwesentlich auf seinen Füllungszustand auswirken können. Liegt doch noch ein dichtes Gefäßnetz dazwischen. Die Bedeutung des Tränensackes für den Transport der Tränenflüssigkeit ist also sicher überschätzt worden. Der eigentliche Motor liegt an den Kanälchen selber (s. u.).

Vom Hornerschen Muskel zweigen einige Fasern zur Caruncula lacr. ab (Gallenga, Eisler, Frieberg u. a.). Sie können wahrscheinlich die Karunkel beim Lidschluß zurückziehen (Frieberg) und damit den Tränensee etwas vertiefen.

Den weiteren Verlauf des Tränennasenkanals habe ich keiner genaueren Untersuchung unterzogen.

Abb. 9 soll schematisch die Muskelanordnung an den Tränenwegen, Abb. 10 diejenige des *M. orbicularis oculi* wiedergeben.

c) Der *M. levator palp.* und die glatte Muskulatur der Lider

Dem *M. orbicularis* als Schließer steht der *M. levator* als Heber gegenüber. Auch diese sind fast ausschließlich am Sagittalschnitt studiert worden. S. E. Whitnall gab auch eine makroskopische Beschreibung. Eine histologische Untersuchung in der Fläche, in der ja die hauptsächlichste Ausbreitung liegt, ist noch nicht ausgeführt worden. Sie hat auch gewisse Schwierigkeiten, da das Ganze ja in zwei Ebenen gebogen ist. Ich konnte erst einen Einblick in diese Strukturverhältnisse gewinnen nach Präparation des *M. levator* von der Orbita aus, unter Erhaltung des Gewebszusammenhangs mit dem Lid und Anfertigung von Flachschnitten von einem solchen Gewebstück. So sieht man, wie die Fasern des *M. levator* 1—2 cm vor dem Sehnenübergang in die Aponeurose sich um-

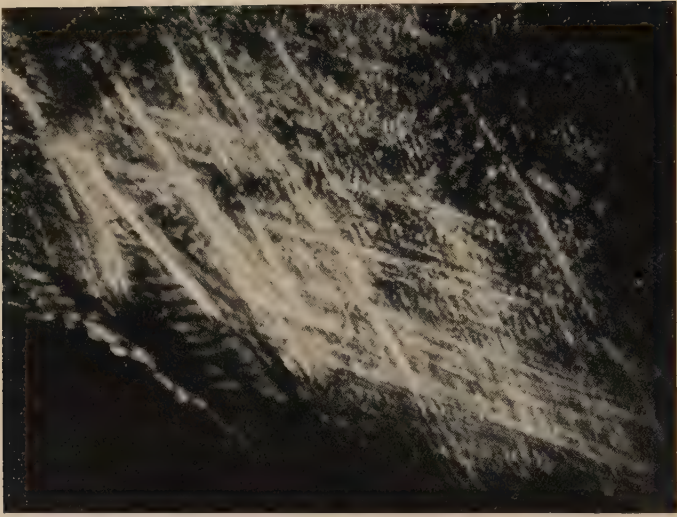


Abb. 11. Neugeborenes, Levatoraponeurose, Flachschnitt $50\ \mu$, Alauncarmin Polarisiertes Licht, Panphot. Vergr. 32fach

Vertikale Lidachse in der Bild diagonalen von li.-unten nach re.-oben. Ansatz der Levatorfasern li.-unten (nicht erkennbar); ihre gekreuzt in der Aponeurose laufenden Sehnen sind sichtbar

zuordnen beginnen. Ein Teil strebt nach medial, ein anderer nach lateral und beide überkreuzen und durchflechten sich zunehmend. In der Übergangszone bilden sie plötzlich steile Bögen und gehen in Sehnen über. Diese setzen die begonnenen Richtungen fort, so daß die Levatoraponeurose aus gekreuzten kollagenen Fibrillen besteht. Dieses Gitter ist regelmäßig, derb und nicht zu übersehen (Abb. 11). Es wird in der Hauptsache von kräftigeren Fibrillenhäubern gebildet, die sich als Ganzes durchflechten. Der Kreuzungswinkel ist in der Mitte am größten und wird nach den Seiten gegen die orbitalen Anheftungspunkte zu spitzer.

Dieser Befund ist überraschend, weil Sehnen im allgemeinen parallelfaserig sind und auch sein müssen, um eine volle Zugübertragung zu gewährleisten. Die Kreuzungsstruktur ist aber für eine Sehne funktionell schwer verständlich, da sie ja bei einer Zugbelastung durch Änderung der Winkel nachgeben muß und so den Kontraktionseffekt teilweise wieder aufhebt. Ich werde unten noch auf dieses Problem zurückkommen. Jedenfalls entspricht die übliche Beschreibung der Levatorsehne als radiär in die Lidhaut ausstrahlendes Büschel (Whitnall, Wolff, Eisler, Lauber u. a.) nicht den Tatsachen.

Die dichte „Textur“ der Aponeurose an der Hinterwand des Lidfettkörpers wird nun oberhalb des Tarsus allmählich gelockert und die Fasern splittern auseinander. Sie bilden damit einen großen Teil des präatarsalen Bindegewebes, dessen räumliche Struktur ebenfalls einem horizontal ausgebreiteten Maschengitter entspricht (s. Abb. 14). Die Levatoraponeurose löst sich also beim Übergang in das Lid in ihre Einzelfasern auf, ähnlich wie ein Pinsel beim Übergang vom gebündelten, umwickelten Teil in den haarigen. Von hier ab kann man dann nicht mehr von einer Aponeurose sprechen, denn die Sehnen liegen nun einzeln und fügen sich ganz in die bindegewebige Grundstruktur des Lides ein (s. u.). Daß Levatorfasern speziell am Tarsus ansetzen (Whitnall, Virchow u. a.) konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Als morphologisch besonders merkwürdig ist von den Autoren immer wieder die Einlagerung des *M. tarseus* in die Levatoraponeurose beschrieben worden. Dieser (zuerst von H. Müller beschriebene) Muskel liegt ja auf dem Sagittalschnitt manchmal direkt in der Levatorsehne. Wenn man diese Muskelmembran [*membrana orbito-palpebralis musculosa* (Krauss) oder *M. capsulopalpebralis* (Hesser)] von der Fläche ansieht, so fällt eine eigentümliche Zone am Übergang der Levatorfasern in die Aponeurose auf. Die Membran besteht im Oberlid aus vertikal verlaufenden, glatten Muskelzellen, die sich aber untereinander netzartig verbinden, was schon H. Müller bemerkt hat. Dieses Netz stellt ein echtes Syncytium dar, in dem Einzelfasern nicht unterscheidbar sind. Damit ist ein weiteres Beispiel für den Goerttlerschen Versuch, der den Umbau eines parallelfaserigen, quergestreiften Muskelstückes in ein syncytiales, herzmuskelähnliches Gewebe durch experimentelle Verlagerung um 90° zeigte, gegeben. Ein ähnlicher Fall liegt ja auch im Longitudinalsystem der Zunge (A. Dabelow 1951) oder bei der Irismuskulatur (Rohen 1951) vor. Immer handelt es sich dabei um Muskulatur, die quer zu ihrer Verlaufsrichtung beansprucht wird.

Die vertikale Grundstruktur dieses Syncytiums wird nun an der erwähnten Übergangszone plötzlich in eine horizontale umgewandelt (Abb. 12). Die Fasern biegen nach beiden Seiten arkadenförmig in eine Querzone um, die in gleicher Höhe durch das ganze Lid hindurch zu verfolgen ist. Diese Zone ist zugleich das craniale Ende des glatten Lidhebers. Von hier gehen in das intermuskuläre Bindegewebe des Levator oder in die Umgebung zahlreiche, elasti-



Abb. 12. Erwachsener, Flachschnitt 150 μ , Flächenansicht des M. tarseus im Übergangsbereich des M. levator palp. sup. in seine Aponeurose. Resorcinfuchsin-Kernechtrot, Panphot. Vergr. 32fach.

Am Übergang von Levatorfasern in die Aponeurose bildet das M. tarseus eine Zone horizontal verlaufender Fasern, die mit arkadenförmigen Bögen aus der vertikalen Richtung abzweigen. Von diesen Querfasern strahlen kräftige elastische Sehnenbüschel senkrecht nach oben in das intermuskuläre Bindegewebe des Levator ein

sche Sehnen, die oft zu Büscheln zusammengeordnet senkrecht nach oben abstrahlen (Abb. 12). Andere elastische Sehnen liegen mehr horizontal. Einige Fasergruppen beteiligen sich nicht am Aufbau dieser Querzone, sondern laufen vertikal durch sie hindurch, um cranial von ihr ebenfalls in elastische Sehnenpinsel überzugehen. Wenn man diese Arkaden auf ihre räumliche Beziehung zur Levatoraponeurose hin untersucht, so bemerkt man, wie sie gelegentlich die Sehnenbündel gleich an deren Ursprung bogenförmig umgreifen. Die Aponeurose wird dadurch an dieser Stelle in Bündel untergegliedert und der Quere nach aktiv gespannt, was funktionell nicht unwichtig ist (s. u.). So erklärt sich die am Sagittalschnitt so oft beobachtete Einlagerung des M. tarseus in den Anfangsteil der Levatoraponeurose. Weiter caudal liegt der glatte Lidheber dann mehr hinter der Sehne.

Im ganzen gesehen stellt der M. tarseus eine fast ununterbrochene, dünne Muskelplatte dar, von durchweg netzförmiger, syncytialer Grundstruktur. Ihre Hauptfaserrichtung ist im Oberlid vertikal, im Unterlid mehr horizontal (C. Hesser, Krauss, Eisler u. a.), wobei aber im Flachschnitt besonders lateral ein

mehr bogenförmiger, dem lateralen Lidband angepaßter Verlauf resultiert (Abb. 13). Elastische Sehnen gehen in die Bindegewebsstruktur des Ligamenti palp. lat. über. An der Tränendrüse, die ja von der Levatoraponeurose durchzogen wird, ordnet sich die Muskelplatte zu einem flach ausgebreiteten Netz von unregelmäßiger Gestalt um. Dieses überkleidet die Außenfläche der unteren Tränendrüse. Hier findet sich auch ein dichtes elastisches Faser-netz (Fumagalli), das die elastischen Sehnen des M. tarsus aufnimmt. Auch an seinem tarsalen Ende finden sich elastische



Abb. 13. Faseranordnung in der Membrana orbito-palpebralis musc., schematisch

Sehnen, die z. T. in das Tarsusbindegewebe einstrahlen, z. T. aber auch in das elastische Grundnetz der Lider selber. Daß am distalen Ende der Tarsusplatte zahlreiche elastische Fasern vorkommen, wird nicht immer klar zum Ausdruck gebracht. Lauber z. B. schreibt: „Das von elastischen Fasern reichlich durchsetzte und die glatten Muskelbündel umhüllende Bindegewebe verschmilzt mit dem der Lidplatte. Es kommt somit nicht zur Ausbildung einer echten Sehne.“ Elastische Sehnen lassen sich aber am dicken Schnitt in typischer Ausbildung, in der Hauptsache als pinselförmige Büschel deutlich erkennen. Kollagene Sehnen hat der glatte Lidheber nicht. Häufig beobachtet man auch elastische Zwischensehnen innerhalb der Tarsusplatte (Inscriptiones elasticae [Nagel]).

2. Das Bindegewebe der Lider

Das kollagene Bindegewebe der Lider zeigt eine auffallend regelmäßige Anordnung. Auf dem Sagittalschnitt findet man allerdings nur Querschnitte, weshalb wohl auch den Untersuchern bisher die eigentliche Faseranordnung nicht aufgefallen ist.

Auf Horizontal- und Flachschnitten läßt sich eine klare, regelmäßige Gitteranordnung erkennen (Abb.14). Die Fasern breiten sich vor allem in der horizontalen Ebene aus und kreuzen sich in einem meist über 90° liegenden Winkel. Sie bilden in der Hauptsache die sog. zentrale Bindegewebsschicht (Schwalbe) oder das präatarsale Bindegewebe (H. Virchow) und laufen kontinuierlich zwischen den Lamellen des M. orbicularis hindurch bis zur Haut. Unmittelbar unter der Epidermis wird das System dichter und flacher, die Fibrillen werden feinfaseriger und zahlreicher. In dieser Zone gehen aus dem Gesamtgefüge Fasern ab, die die Haarfollikel korbartig einhüllen. Sie bilden ein regelmäßiges Fasersystem aus zwei sich durchflechtenden Spiraltouren. Jeweils in die Maschenräume des Bindegewebsgitters sind die Knäueldrüsen, Talgdrüsen, wie auch die Haarfollikel eingelassen. In diese allgemeine Grundstruktur ordnen sich auch die Gefäße

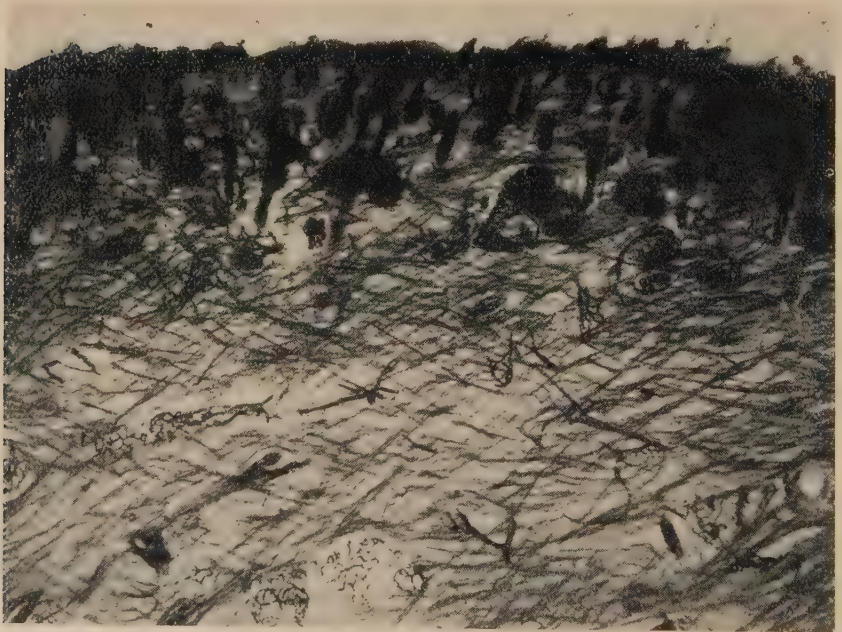


Abb. 14. Neugeborenes, Horizontalschnitt durch das Oberlid, 100 μ , Azan Panphot.
Vergr. 32fach

Die regelmäßige Gitteranordnung des kollagenen Bindegewebes im Corium der Lidhaut wird sichtbar. In der Mitte eine feine, diffuse Durchsetzung mit Erythrocyten (Geburtsödem). Die Gefäße liegen „systemgerecht“ in der Maschenordnung des Bindegewebes. Unter der Epidermis wird das Bindegewebsnetz flacher und dichter. In der li.-unteren Bildecke 2 Orbicularisfasern, die hier sehnig werden. Die Sehnen liegen ebenfalls in der Maschenordnung

und die Hautbündel des Orbicularis mit ihren Sehnen ein (vgl. Abb. 25). Ganz fettfrei ist die Lidhaut nicht (s. Abb. 14). Man findet immer verstreute, meist ovale, gut kapillarisierte Fettläppchen in das beschriebene Bindegewebsgerüst eingefügt.

Das sog. Septum orbitale ist keine isolierte, für sich abgrenzbare Membran, sondern eine spezielle Verdichtung dieses allgemeinen Bindegewebsgerüsts, die sich besonders vor dem Fettkörper bildet. Dieser Fettkörper, der an seiner Hinterwand vom M. levator palp. bzw. seiner Aponeurose begrenzt wird, ist dadurch glattwandig abgeschlossen und gut ausschälbar.

Eine ähnliche Verdichtung stellen auch die Lidbänder dar. Hier ergaben sich besonders lateral kompliziertere, räumliche Verhältnisse. Am Horizontalschnitt durch den temporalen Lidwinkel erkennt man eigentlich drei bandartige, straffe Bindegewebszüge, die ich — wegen ihrer strukturellen Beziehungen zum Tarsus und Orbicularis — vorschlagen möchte, als „Lig. palp. lat. superf., med. und prof.“ zu bezeichnen (Abb. 15). In der Literatur finden sich in der Beschreibung dieser Gegend zahlreiche Widersprüche und Unklarheiten.

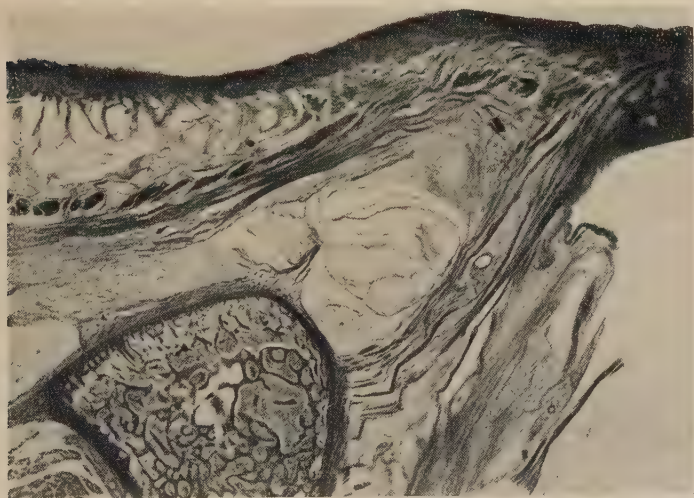


Abb. 15. Zweijähriges Kind, Horizontalschnitt in Höhe des lat. Lidwinkels, 100 μ , Azan, Veige A.-E. Vergr. 5,5fach.

Unter der Orbicularisplatte eine dichte, längsgerichtete Bindegewebsmasse („Lig. palp. lat. superf.“), deren Fasern fächerartig zwischen die Orbicularisquerschnitte hindurchziehen. Ein Teil der Muskelbündel biegt am Lidwinkel schräg in die Tiefe und endet am Lig. palp. lat. „prof.“. Dazwischen der Fettkörper des Lides

Das geschilderte Bindegewebssystem ordnet sich temporal mehr und mehr in eine radiäre Richtung um. Die Fasern durchsetzen stufenweise die um den Lidwinkel herumlaufenden Orbicularisbündel und sammeln sich unmittelbar darunter zu einem kräftigen, in Richtung der horizontalen Lidachse ziehenden Band (Abb. 15). In diese Bandmassen strahlen auch die Sehnen jener Orbicularisfasern ein, die in dieser Zone aus dem „Ringverlauf“ abzweigen (Abb. 5). Diese bandartigen Züge sind über dem knöchernen, lateralen Orbitalrand am dichtesten und zugleich dicksten. Sie nehmen peripher immer mehr an Masse ab. Jedoch unterlagern sie die ganze Orbicularisplatte. Diese Massenabnahme geschieht vor allem durch ein Umbiegen der Faserzüge, wodurch sich das Ganze in der Schläfenhaut verankert und zugleich verläuft. Wahrscheinlich haben manche Autoren (Whitnall, Virchow, Eisler, Lauber) diese Faserzüge, die auch präparatorisch an der Unterfläche des Kreismuskels zu erkennen sind, gemeint, als sie von einer Raphe palp. lat. gesprochen haben. Durch den beschriebenen engen, räumlichen Zusammenhang mit dem Orbicularis kann dieser Eindruck noch verstärkt werden. Es handelt sich aber nicht um eine Raphe, sondern eigentlich um ein oberflächliches Lidband, dem bei der Kontraktion des Muskels eine gewisse Hemmungsfunktion zukommt. Im polarisierten Licht sieht man die Faserzüge dieses Bandes in jeden Zwischenraum der Orbicularisplatte hineinreichen, wodurch ein charakteristisches, fächerartiges Aussehen auf dem Horizontalschnitt entsteht. Das Band ist mit zahlreichen gleichlaufenden elastischen Fasern untermischt.

Während also diese Fasern über den knöchernen Orbitalrand hinwegziehen, setzen tieferliegende direkt dort an. Auch diese, die zugleich die vordere Begrenzung des Lidfettkörpers darstellen, ordnen sich radiär um und bilden einen kleinen, aber gut abgrenzbaren Faserzug, also ein „lig. palp. lat. med.“ (Abb. 15). Es steht mit dem „septum orbitale“ in Verbindung. Meist findet man es in der horizontalen Lidachse durch eine transversale Faserplatte mit dem lig. palp. lat. „prof.“ verbunden, so daß hier die Fettkörper des Ober- und Unterlides getrennt sind. Dieser Fettkörper ragt nicht überall gleich tief in das Lid hinein, in der Mitte des Oberlides am stärksten, nach temporal und nasal geringer. An den Seiten findet er dann meist ein mehr oder weniger spitzes Ende, das membranös von dem gegenüberliegenden abgegrenzt ist. Die kollagenen Fibrillen dieser Abschlußmembranen überkreuzen sich bogenartig

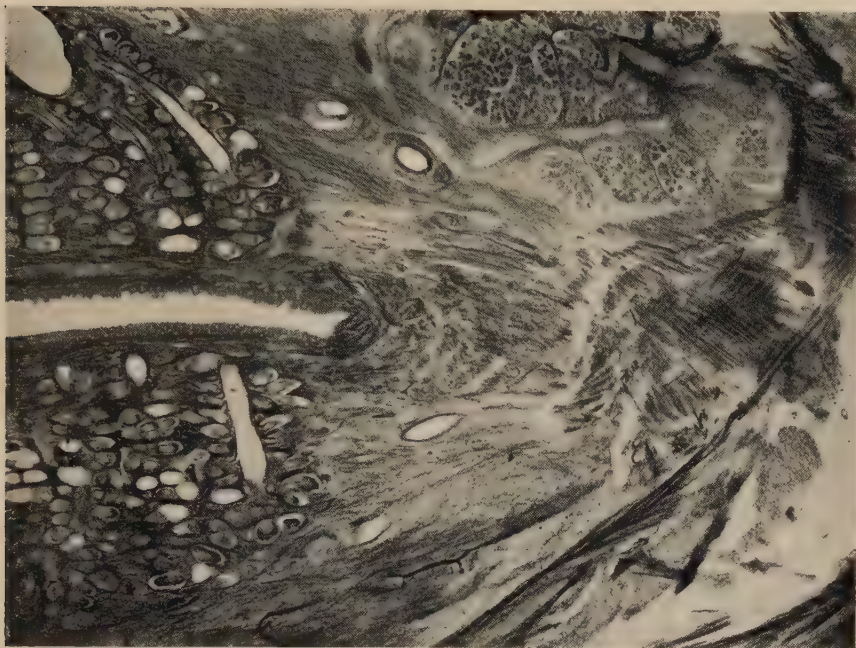


Abb. 16. Neugeborenes, Flachschnitt durch den lateralen Bereich des Lidapparates. Oberlid oben. 100 μ , Azan, Veigel E. A. Vergr. 13,5fach.

Vom oberen und unteren Tarsus laufen straffe, kollagene Bindegewebszüge nach lateral zum Lig. dalp. lat. „prof.“, wobei eine kräftige, gitterartige Durchflechtung entsteht (re. Bildrand). Im spitzbogigen Zwischenfeld am lat. Lidwinkel liegen Orbicularisfasern, die ebenfalls kreuzend in dieses Band einstrahlen

von mehreren Richtungen aus, so daß eine Art Kuppelkonstruktion entsteht. Die hintere Begrenzung des Fettkörpers stellt in diesem Bereich das unterste laterale Lidband dar. Die periostale Befestigung liegt einige Millimeter tiefer in der Orbita. Das Lig. palp. lat. „prof.“ bildet sich in der Hauptsache aus Faserzügen des Tarsus und den Sehnen der palpebralen Portion des M. orbicularis. Diese laufen im Bogen vom Oberlid und Unterlid kommend aufeinander zu und überkreuzen sich in der Tiefe (Abb. 16). Auch auf dem Sagittalschnitt ist diese derbfaserige Durchflechtung zu erkennen. Vom Oberlid mischen sich teilweise Fasern der Levatoraponeurose bei. Am Periost, das hier überall ein regelmäßiges, engmaschiges Bindegewebsgitter darstellt, strahlen die Lidbandfasern pinselartig in verschiedene Richtungen auseinander und ordnen sich in das Gittersystem des Periostes ein. Durch die Anzahl und Stärke der Fasern entsteht eine Periostverdickung (Tbc. orbit.).

Etwas anders liegen die Verhältnisse am medialen Augenwinkel. Das hier viel oberflächlicher gelegene Lidband hält — wie bekannt — einen vorderen und hinteren Schenkel, die den Tränensack zwischen sich einschließen. In Lidnähe läßt sich eine Mittelzone von den beiden Außenflächen unterscheiden, die dadurch zustande kommt, daß Bindegewebsfasern von der Haut der Nasenwurzel quer das Band durchkreuzen und sich mit dem hinteren Schenkel

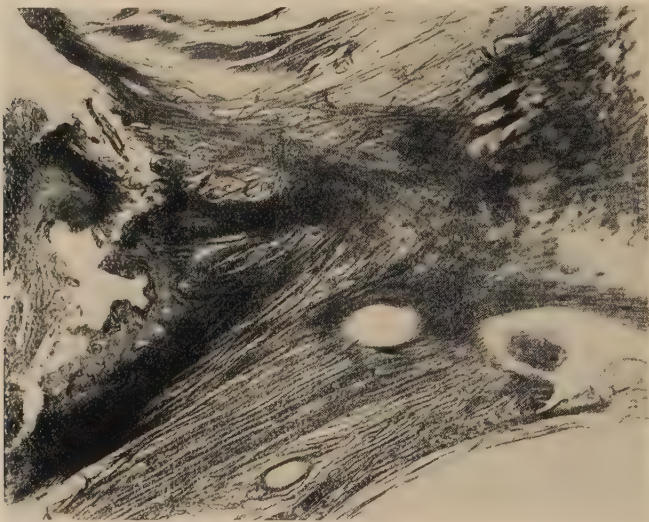


Abb. 17. Neugeborenes, Horizontalschnitt in Höhe des medialen Lidwinkels. Färbung n. Papanicolaou. 150 μ , Veigel A. E. Vergr. 10fach.

Man beachte die Fasergruppierungen im med. Lidband. Übergang zum Lid am rechten, zur Nasenhaut am oberen Bildrand. Schräg nach li.-unten die kräftigen Züge des Horner'schen Muskels. Li. Tränensack quergetroffen

verbinden. Auf dem Horizontalschnitt sieht man daher eine Faserkreuzung im medialen Teil des vorderen Schenkels. Zugleich wird auch eine gewisse Gruppierung der kollagenen Bündel dadurch bewirkt, daß Muskelfasern das Band senkrecht durchsetzen (Abb. 17). Daß das mediale Lidband fast nur aus elastischen Fasern besteht, wie Halben behauptet hat, kann ich nicht bestätigen. Dieses trifft nur dort zu, wo es in unmittelbarer Nähe der Tränenkanälchen verläuft, also in der Nähe des medialen Lidwinkels. An dieser Stelle zeigt sich auch eine besonders innige Verflechtung mit der Epidermis, was ja schon makroskopisch sichtbar ist. Zahlreiche kollagene Fasern schwärmen hier fächerartig an die Haut, wobei diejenigen des Ober- und Unterlides in großen Zügen um den Lid-

winkel herumkreuzen. Durch diese Anordnung wird die Ausrundung und Versteifung des inneren Lidwinkels erreicht. Von hier ab sind die Faserbündel als zwei kräftige Züge am jeweiligen Rand des Tränensees an den Tränenpapillen vorbei bis in den Lidbereich zu verfolgen. Dort sind es dann nur noch Verdichtungen des subepithelialen Bindegewebes an der vorderen Lidkante, die sich strukturell von dem übrigen Lidbindegewebe nicht mehr unterscheiden. Das mediale Lidband ist also keineswegs nur als Sehne des *M. orbicularis* zu betrachten, sondern auch als ein Teil des Bindegewebsgerüsts der Lider selbst. Eine ähnliche direkte Strukturbeziehung zwischen Tarsus und Lidband, wie sich das temporal beobachten läßt, konnte ich medial nicht finden.

Sehr dicht und feinfaserig wird das Bindegewebe im Bereich der Tarsalplatten. Dabei bildet der Tarsus keineswegs einen Faserfilz, wie vielfach behauptet wird, sondern ein feines Fasergefüge von erstaunlicher Ordnung. Immer wieder läßt sich am dicken Schnitt der unmittelbare gewebliche Zusammenhang mit dem übrigen Lidbindegewebe feststellen. Die kräftigen kollagenen Fasern der sog. zentralen Bindegewebsschicht, die ja vor allem ein horizontal-orientiertes Maschengitter bilden, gruppieren sich kurz vor dem Tarsus vertikal um und ziehen unter Bildung steiler Arkaden in transversaler Richtung durch den Tarsus. Hier liegen sie mit spitzwinkligen Überkreuzungen dicht nebeneinander. Von ihnen gehen Fasern ab, die die einzelnen Drüsenalveolen korbartig umhüllen. Am Übergang zur conjunktivalen Innenseite bilden sich wiederum Arkaden und ein schwächeres vertikales Fasersystem, das untrennbar mit dem Fasergewebe der Conjunktiva zusammenhängt. An dieser Stelle habe ich keine geordneten Strukturen finden können, so daß hier m. E. einmal der Ausdruck „Filz“ paßt.

Viele Autoren sprechen dem Tarsus elastisches Gewebe ab (Contino u. a.). Dieses läßt sich aber einwandfrei nachweisen. Ein besonders dichtes Netz liegt unmittelbar um die Alveolen der Tarsaldrüsen herum. Auch an der Vorder- und Hinterfläche liegt ein dichtes, elastisches Netz, das im großen und ganzen die gleiche Anordnung zeigt wie die kollagenen Bündel. Hier strahlen auch die elastischen Sehnen des glatten Lidhebers ein. Naturgemäß ist daher am kranialen Pol das elastische Gewebe am kräftigsten. Sicher spielt auch die *Elastica* der zahlreichen Gefäße des Tarsus für seine Elastizität eine wichtige Rolle.

Auch in den übrigen Teilen des Lidapparates ist elastisches Gewebe reichlich vorhanden. Besonders dicht findet man es lateral in den Lidbändern, an den gesamten Tränenwegen (Halben), sowie zwischen Oberrand des Tarsus und Bulbus. Auch im medialen Lidband unmittelbar unter der Epidermis, sowie um die Haarfollikel und die Mollschen Drüsen finden sich zarte, aber sehr dichte elastische Netze. Am kräftigsten ist das elastische Netz im Unterlid. Auf der Oberfläche des M. levator palp., nahe an seinem Übergang in die Aponeurose ist es stellenweise membranartig verdichtet. Hier hat Whitnall ein queres Fascienblatt beschrieben („fascial sheath“), das proximal kontinuierlich mit der Muskelscheide des Levator zusammenhängt. Es besteht aus derben kollagenen Fasern, die die ganze Muskelplatte in Höhe ihres distalen Endes bogenförmig überlagern und von kräftigen, elastischen Netzen durchsetzt sind. In die Fascie ist hier ein kräftiges, quergelagertes elastisch-muskulöses System eingelagert. Dieses besteht aus Gruppen glatter Muskulatur, die in gleichmäßigen Abständen von dichten, elastischen Sehnen unterbrochen werden. Das Ganze stellt eine oberflächliche quere Verspannung des Levator an seinem Übergang in die Aponeurose dar. Außerdem findet man in dieser ganzen Zone bis zum Tarsusrand oft im elastischen Grundnetz kurze, glatte Muskelzellen, die sowohl an ihren Enden als auch seitlich zahlreiche elastische Sehnen haben. Sie liegen immer einzeln und sind in die Struktur des allgemeinen Netzes — wie aktive Spannungsregulatoren — eingegliedert.

Was die Struktur des elastischen Gewebes an den Tränenwegen betrifft, kann ich auf die Beschreibung Halbens verweisen.

Die Bindegewebsscheide des Levator endet also vorn mit einer Verdichtung, die einen weitgespannten Bogen über den Muskel schlägt und sich lateral und medial mit der Aponeurose verbindet. Unter ihr hindurch zieht der Muskel zum Lid. Whitnall hat sie als ein Hemmungsband für die Rückwärtsbewegung des Muskels aufgefaßt, was mir jedoch wenig wahrscheinlich scheint. Vielmehr handelt es sich wohl um eine Struktur, die seinen queren Zusammenhalt an dieser Stelle gewährleisten kann.

3. Das Gefäßsystem der Lider

Bezüglich der gröberen Gefäßversorgung kann ich den bisherigen Beschreibungen (Fuchs, Köppe, Eisler, Lauber) nichts Neues hinzufügen.

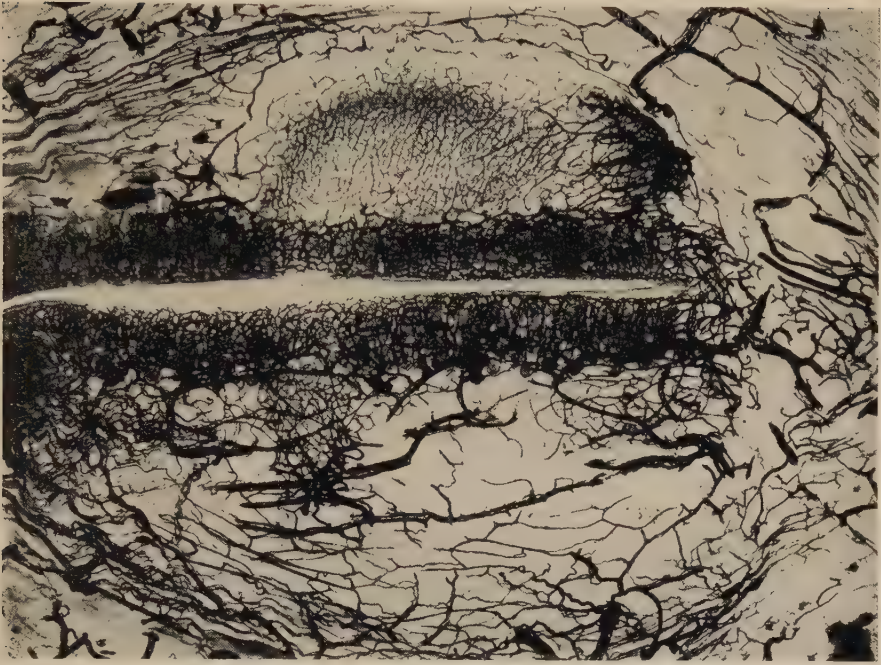


Abb. 18. Fetus 152 mm SSL, Flachschnitt 300 μ , Tuscheinjektion, Alauncarmin. Veigel A. E.
Vergr. 13,5fach.

Übersicht. Oberlid im Bild oben. Das Gefäßnetz der Conjunctiva ist sichtbar. Lat. wird die radiäre Anordnung der Gefäße parallel den Lidbändern sowie im Unterlid zwischen Tarsus und M. orbicularis das stumpfwinklige Kapillarsystem der prätersalen Bindegewebsschicht erkennbar. Am Lidrand der sich entwickelnde Tarsus mit seinen Gefäßen

Charakteristisch jedoch ist die topographische Ordnung der kleineren Gefäße und Kapillaren in den Lidern, die sich wiederum ganz allgemein nach den bereits beschriebenen Grundstrukturen richtet. Im temporalen Teil des Lidapparates ist die radiäre Anordnung der Kapillaren und Gefäße auffallend (Abb. 5 u. 18). Die meisten laufen dicht neben den lateralen Lidbändern und in gleicher Richtung wie diese (Abb. 18). Dadurch entsteht hier eine charakteristische Gefäßanordnung, die regelmäßig vorhanden ist. Im Corium der Lidhaut, wie auch in der sog. zentralen Bindegewebsschicht vor dem Tarsus ordnen sich die Kapillaren in die Gitterstruktur des Bindegewebes ein (Abb. 14). Von der Fläche gesehen, bilden sie ein langgestrecktes, stumpfwinkliges System (Abb. 18), das der allgemeinen, mehr frontal-horizontal eingestellten Bindegewebsstruktur entspricht. Der Tarsus wird — wie bekannt — von den Arcus arter. versorgt. Die Arterien laufen zwischen den

Meibomschen Drüsen herunter und bilden dichte Korbgeflechte um die Drüsenalveolen (Abb.18). Ein sehr feines und dichtes Kapillarnetz zeigt auch die Conjunktiva (Abb.18). Die Gesamtanordnung des conjunktivalen Kapillarnetzes ist vertikal, aber nach lateral allmählich horizontal abgebogen. Wenn man das ganze Netz beim Foet (älteres Material stand mir leider nicht zur Verfügung) von der Fläche betrachtet, so ist diese Gruppierung ganz auffallend. Am temporalen Lidwinkel liegen die Kapillaren fast horizontal, werden nach medial immer mehr bogenförmig aufgerichtet, bis sie in der Lidmitte völlig senkrecht angeordnet sind.

Besonders dicht wird das Gefäßnetz wieder um die Tränenwege, wie schon Halben, Krehbiel, Pröbsting u.a. erwähnt haben. Da die Gefäßanordnung z.T. auch von der umgebenden Muskulatur bestimmt wird, bietet sich wieder die Möglichkeit, deren räumliche Struktur in größerer Übersicht zu verfolgen. Auf Abb. 19 ist gerade das Anfangsstück des vertikalen Tränenkanäl-

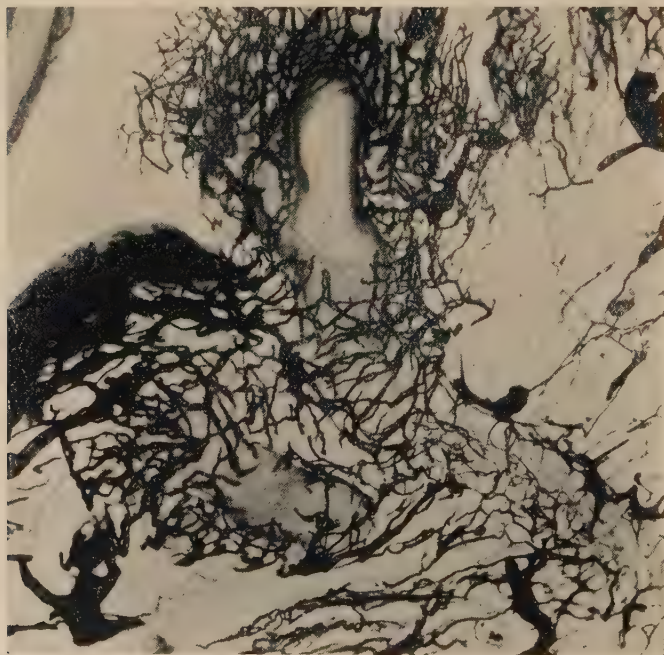


Abb. 19. Ders. Fetus, Flachschnitt 300 μ , Tuscheinjektion Alauncarmin, Panphot. Vergr. 32fach. Beide Tränenröhrchen sowie das nas. Lidband (zur re. unt. Bildecke gerichtet) liegen im Schnitt. Am oberen Kanälchen, dessen vertikale Einmündung in der Aufsicht getroffen ist, wird das doppelt-spiralige, „ringförmige“ Kapillarnetz sichtbar (vgl. mit Abb. 8)



Abb. 20. Ders. Fetus, Flachschnitt 300 μ , Tuscheinjektion, Alauncarmin, Panphot. Vergr. 32fach. Gefäßnetz des Tränennasenkanals. Man beachte die schwach schraubenartige Anordnung der Kapillaren, die Anastomosen mit dem Gefäßsystem des umgebenden Knochens, sowie die zahlreichen Divertikel

chens getroffen. Man erkennt deutlich ein Kapillarnetz, das auf den ersten Blick ringförmig erscheint, sich räumlich aber in ein doppelt-schraubiges Netz auflöst, wie es ja die Muskulatur an dieser Stelle auch zeigte (vgl. Abb. 8).

Darüber hinaus hat aber das Tränenableitungssystem auch ein eigenes Kapillarnetz, das z. T. sehr dicht ist. Dieses wird im Anfangsteil des ductus nasolacrimalis und am Tränensack besonders mächtig (Abb. 20). Die zu- und abführenden Gefäße laufen den Kanälchen meist parallel, geben senkrechte Äste zur Schleimhaut ab und bilden dort ein dichtes, vorwiegend ringförmig gruppiertes Kapillarnetz. Auch im Bereich des Tränensackes und des d. nasolacrimalis herrscht bei den größeren Gefäßen die Längsrichtung

vor, wobei sich manchmal eine gewisse schraubige Bewegung erkennen läßt (Abb. 20). Obwohl hier häufig von einem Plexus gesprochen wird, konnte ich doch nirgends sinuöse Erweiterungen der Venen o. ä. finden. Die bei Föten ja noch zahlreichen Divertikel (Monesi, Contino u. a.) werden mit korbartiger Kapillarnetzen umgeben (Abb. 20). Sie verschwinden später wieder, vielleicht im Zusammenhang mit der stärkeren Streckung des Gesichtsschädels, wie das ja auch in ähnlicher Weise für den Lidspalt gilt (Reitsch). Die horizontale Lidachse liegt beim Neugeborenen noch über der Pupille, so daß vom Erwachsenen aus beurteilt die Lidspalte zu hoch liegt. Später wird sozusagen der ganze Lidapparat mit der Streckung des Visceralskeletts usw. über das Auge hinweg nach unten gezogen, so daß der Lidspalt dann tiefer rückt (Reitsch 1927, 1928). Es ist möglich, daß auch für die Entwicklung des Tränennasenkanals ein ähnlicher Vorgang eine Rolle spielt, wodurch vielleicht die Divertikelbildungen verständlich werden könnten.

Auffallend sind am Tränennasenkanal die zahlreichen Anastomosen mit dem Gefäßnetz des umgebenden Knochens (Abb. 20).

Die charakteristische Ödembereitschaft der Lider, die ja auch bestimmte morphologische Voraussetzungen haben muß, ist uns zunächst noch ein Problem, das eine weitere Bearbeitung verdient.

Eine gewisse Zusammenfassung der bisherigen Befunde soll schematisch Abb. 25 geben.

IV. Die funktionelle Bedeutung dieser Befunde

1. Der Bewegungsmechanismus der Lider

Auf Grund der Analysen von Garten, Gad, O. Weiss, Schirmer, Reitsch u. a. müssen wir uns den Bewegungsmechanismus der Lider ungefähr folgendermaßen vorstellen (Abb. 21). Beim Lidschluß wird das Oberlid in der Hauptsache gesenkt und erst gegen Ende der Bewegung nach medial gezogen. Das Unterlid dagegen vor allem nach medial bewegt, wobei auch eine geringe Hebung eintritt. Dabei wird es aber in seiner lateralen Hälfte gesenkt und in der medialen etwas gehoben, was eine stärkere Abknickung an der unteren Tränenpapille zur Folge hat (Reitsch). Gleichzeitig wird der laterale Lidwinkel etwas nach medial gezogen und im Zusammenhang mit der Bewegung des

Unterlides gesenkt. Der Lidschluß erfolgt lateral zuerst, so daß der Verschuß von lateral nach medial fortschreitet.

Reitsch hat nun zum erstenmal darauf aufmerksam gemacht, wie wenig eine solche z. T. doch komplizierte Bewegung von der Vorstellung eines Kreismuskels aus zu verstehen ist. Ein Kreismuskel müßte ja z. B., auch wenn er lateral durch eine Zwischensehne unterbrochen wäre (R a p h e), nicht nur den lateralen Lidwinkel medialwärts bewegen, sondern zugleich ausrunden. Ein „orbicularer“ Muskel hätte immer das Bestreben, sich bei der Kontraktion gleichförmig zu verengern und eine runde Öffnung hervorzubringen. Hinzu kommt noch die Frage nach den Momenten, die



Abb. 21.
Bewegungsschema der Lider
(unter Benutzung und Erweiterung zweier Abbildungen
von Reitsch)

die Muskelbögen nach der Erschlaffung des Orbicularis wieder spannen, und damit in ihre Ausgangsstellung zurückführen können, so daß sie für eine neue Kontraktion bereit sind.

Schließlich muß man sich einmal fragen, wie und wohin kann eigentlich das Lid, insbesondere das Oberlid bei der Öffnung zurückgeklappt werden und welche geweblichen Umformungen spielen dabei eine Rolle. Immerhin ist es doch ein relativ großes Gewebsstück, das hier bewegt und damit sozusagen plötzlich aus dem Gesichtsfeld geräumt wird. In welchen Raum aber wird es zurückgeschlagen und wie kann dieser ständig dafür bereit gehalten werden?

Das alles sind Fragen, die man unter dem Gesamtbegriff des Bewegungsmechanismus der Lider zusammenfassen kann. Zu seiner Klärung ist natürlich die Untersuchung verschiedener Funktionszustände erforderlich. Da Tiere einen anderen Bewegungsmechanismus haben und das Lid hier auch nicht im ganzen zurückgeklappt wird, sondern bei der Hebung verdickt und in die übrige Gesichtshaut glatt aufgenommen wird (R o h e n 1952), so eignen sich Tierversuche nur bedingt zur Klärung dieser

Funktionsprobleme. Hier kam uns nun durch einen Zufall Material eines 39jährigen Mannes in die Hände, der durch einen verzweifelten Selbstmord mit weitaufgerissenen Augen ums Leben gekommen war. Bei der Fixation erhielt sich eine mittlere Öffnungsstellung (Abb. 24). Leider mußte natürlich zum Vergleich ein anderes Individuum mit geschlossenen Lidern herangezogen werden, so daß beide Fälle nur mit Einschränkung beurteilt werden können. Ich habe jedoch bei Tieren, bei ein- und demselben Individuum, Lider in Öffnungs- und Schlußstellung fixiert und in einigen allgemeineren Punkten ähnliche Veränderungen gesehen, so daß der obige Vergleich doch bis zu einem gewissen Grad gesichert erscheinen kann.

Die in jedem Quadranten verschiedene Lidschlußbewegung setzt eine spezifische, entsprechende Muskelgruppierung voraus. Tatsächlich fanden sich ja auch in jedem Abschnitt verschiedene Verhältnisse.

Wenn nun beim Lidschluß z. B. das Oberlid gesenkt wird, so müssen sich die Muskelbögen des Orbicularis verkürzen und abflachen (B e n n i n g h o f f). Da der Muskel im ganzen ein Geflecht darstellt, kann er sich auf die nun vergrößerte Fläche reibungslos entfalten, ähnlich wie der M. sphincter pupillae bei der Pupillenverengung. Dabei wird er zugleich stärker in Einzelbündel zerlegt. Die Orbicularisplatte erscheint vielfach aufgesplittert und die Hautbündel sind zahlreicher geworden. Gleichzeitig wird auch die dachziegelförmige Schrägstellung der Fasergruppen im palpebralen Teil stärker (Abb. 23). Umgekehrt sieht man bei der Öffnung die Orbicularisbündel gerafft, in Gruppen zusammengedrängt und vielfach fast horizontal übereinandergeschichtet (Abb. 22 und 24). Auch an der Haut kann man deutliche Veränderungen beobachten. Die kräftigere Raffung und Fältelung in der Öffnungsstellung ist z. B. auf Abb. 22 gut erkennbar. Auch das Conjunctivalepithel erscheint nicht in beiden Funktionsstellungen gleichartig. Eine gewisse Streckung ist am geschlossenen Lid deutlich, so daß das Epithel hier im ganzen dünner geworden ist.

Über den möglichen Bewegungsmechanismus der Lider hat sich B e n n i n g h o f f folgendermaßen geäußert:

„Der Lidschluß...wird nicht durch konzentrische Einengung, sondern durch das Abflachen der Muskelbögen bewirkt. Dabei bewegen sich die Lider wie Schalen auf der Kugeloberfläche des Augapfels. Daß die Muskelbögen beim Lidschlag ihre Länge ändern,



Abb. 22. 39jähriger Mann, Oberlid, Paraffin 10 μ , Masson Trichromfbg. (modif.)
 Veigel A. E. Vergr. 13,5fach.
 In mittlerer Öffnungsstellung fixiertes Lid.
 Vgl. die Orbicularisstruktur mit Abb. 23



Abb. 23. 50jähriger Mann, Technik und Vergr. wie Abb. 22
 In geschlossenem Zustand fixiertes Lid.
 Orbicularisbündel stark aufgesplittet und stärker dachziegelförmig gruppiert als in Abb. 22

könnte darauf beruhen, daß die Achse der Bewegung durch beide Augenwinkel geht und vor dem Augenmittelpunkt liegt. Dadurch müßte der Muskelbogen bei Lidöffnung länger und bei Lidschluß kürzer werden. Außerdem werden die ringförmigen Furchen beim Lidschluß ausgeglichen, der ganze Muskel streckt sich mehr in eine Ebene. Indessen ist die Frage nicht völlig geklärt“ (Lehrbuch I, 523).

Daß die Achse der Bewegung durch beide Lidwinkel geht, setzt voraus, daß die Muskelbögen hier fixiert sind. Dieses ist nun tatsächlich der Fall. Medial werden die Bögen am Lig. palp. med. oder am Knochen fixiert, lateral enden die Fasern im oberen und unteren lateralen Lidband oder strahlen direkt radiär in die Haut aus. Auf diese Weise bildet der Orbicularis ein frontal ausgebreitetes Bügel-system. Dazu kommt noch ein mehr transversal gelagertes, das sich

von der Pars lacrimalis (Horneri) über den Lidrandteil zum Lig. palp. lat. prof. ausspannt. Dieses zieht also in Höhe beider Lidwinkel schräg nach hinten und paßt sich damit der Bulbuswölbung an. Beide sind sowohl medial als lateral fixiert. Die Bewegungsachse für den Orbicularis ist also in der Tat die horizontale Lidachse selber.

Ganz allgemein kann man nun zunächst folgern, daß der zweite, transversal eingestellte Muskelbogen mehr die Aufgabe hat, die Anlagerung des Lidapparates an den Bulbus in jeder Funktionsstellung zu gewährleisten, und darüber hinaus durch das Übergewicht der Hornerschen Portion die Lider in der Schlußphase des Lidschlages nach medial zu ziehen, eine Bewegung, die Gäd ja an sich selber geübt hat und schließlich isoliert ausführen konnte. Der übrige Orbicularis aber bewirkt zu gleicher Zeit den Lidschlag selbst. Dabei werden die Muskelbögen tatsächlich verkürzt und abgeflacht. Wie werden sie aber wieder gespannt?

Es besteht nun, wie oben beschrieben, ein unmittelbarer Übergang von Fasern des M. frontalis in die Orbicularismuskulatur. Ein Teil der Frontalisfasern durchzieht aber auch die Zwischenräume der Orbicularisbündel und setzt direkt an der Haut an. Auf diese Weise ist der M. frontalis in der Lage, die beim Lidschluß abgeflachten Bögen wieder zu spannen. In der palpebralen Portion vermag dies der M. levator palp. sup. Im Unterlid werden sie wahrscheinlich durch die Mm. zygomatici und levatores und die elastischen Sehnen wieder gespannt.

Die eingangs aufgeworfene Frage, wodurch der Orbicularis lateral zurückgehalten wird, erklärt sich durch die aufgezeigten Strukturen in dieser Gegend. Sowohl das oberflächliche als auch das tiefe, eigentliche Lidband müssen also als Sehne des Orbicularis aufgefaßt werden. Da aber das oberste, laterale Lidband nicht direkt am orbitalen Knochen ansetzt, sondern sich erst weiter lateral im Unterhautbindegewebe der Schläfe verliert, andererseits das untere Band eine Gitterstruktur aufweist, so ist zugleich dadurch eine absolute Hemmung vermieden. Eine gewisse Medialbewegung wird also noch möglich, aber — eben unter Erhaltung der spezifischen Form der Lidspalte. Durch die reichliche Beimengung elastischer Fasern kann die Bewegung selbst flüssiger und zugleich bei der Erschlaffung wieder in die Ausgangsstellung zurückgeführt werden. Die charakterisierte Neuordnung und Gitterbildung der herumlaufenden Orbicularisbündel bewirkt einerseits eine breiflächigere

Verankerung der vom Ober- und Unterlid kommenden Fasern im jeweils gegenüberliegenden Lid, andererseits vermag sie aber auch im Zusammenhang mit dem obersten lateralen Lidband die Abwinkelung dieser Orbiculariszüge zu erleichtern. Daß auch die Bindegewebszüge sowie die Gefäße und Nerven hier radiär verlaufen, weist darauf hin, daß die hauptsächlichsten Zugbeanspruchungen in dieser Richtung liegen. Dieses sieht man ja auch an den hier auftretenden Hautfalten (sog. Krähenfüße). Eine ebenso charakteristische Hautfältelung läßt sich auch am Unterlid beobachten. Die Kontraktionsfalten sind hier meist fächerartig vom inneren Augenwinkel nach temporal-unten gerichtet, was genau der Faseranordnung entspricht.

Die aus der Literatur bekannte Lidschlußbewegung stimmt also gut überein mit der Anordnung des *M. orbicularis*, der ja in jedem Quadranten eine modifizierte Architektur aufweist.

Für das Verständnis der geweblichen Umformungen beim Lidschlag ist nun wichtig, die Medialverschiebung des Lidapparates im ganzen im Auge zu behalten. Da die Verformung der Lider in der Sagittalebene unbedeutend ist, ebenso diejenige in der Vertikalen, da ja das Lid im ganzen zurückgeschlagen wird, so treten die inneren Verschiebungen besonders in der Horizontalebene, also bei den Medialbewegungen in Erscheinung. Dadurch wird die charakterisierte Anordnung des Bindegewebes, die als eine Grundstruktur der Lider aufgefaßt werden muß, eigentlich erst verständlich. Der ganze Bindegewebsapparat ist ja vor allem auf die Horizontalebene orientiert. Die kollagenen, auffallend regelmäßigen Gitterstrukturen finden sich nur an transversalen Durchschnitten, sind aber im ganzen etwas schräg gestellt entsprechend der dachziegelförmigen Anordnung der Orbicularisbänder. Auf dem sagittalen Durchschnitt findet man nur Querschnitte (s. a. Abb. 25). Bei der Medial-Lateralbewegung, wie sie bei jedem Lidschlag auftreten muß, kann also das ganze bindegewebige Grundgerüst, wie auch die „systemgerecht“ darin eingelagerten Gewebe, durch Änderung der Gitterwinkel umgebaut werden. Auch die Querdehnungen, die durch stärkere oder geringere Wölbung der Lider beim Lidschlag oder durch die Bewegung des Bulbus ständig auftreten, können dadurch abgebaut werden.

Dies gilt ebenso für den Tarsus, der zwar durch sein dichtes Bindegewebsgerüst eine Versteifung der Lider im ganzen bewirkt, aber doch in sich elastisch und bis zu einem gewissen Grad dehn-

bar ist. Wenn man den Tarsus vom Gesichtspunkt seiner funktionellen Beanspruchungen aus ansieht, so fällt auf, daß er faserarchitektonisch eigentlich ganz ähnlich gebaut ist wie der hyaline Knorpel. Wie Benninghoff z. B. am Trachealknorpel gezeigt hat, finden sich an der Außenseite des Knorpels Längsfaserzüge, die in einer Übergangszone arkadenförmig in die Tiefe abbiegen und hier senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Dadurch können die Zugspannungen aufgefangen und abgebaut werden. Etwas ganz Ähnliches liegt auch beim Tarsus vor. Auch hier finden sich an den Außenflächen Längs-, im Innern dagegen senkrecht zur Oberfläche orientierte Faserzüge. Zwischen beiden liegt eine Übergangszone mit arkadenförmigen Bügeln. Die erläuterten Zug- und Druckspannungen bei der Lidbewegung können also durch die Tarsusstruktur ausgeglichen werden, ähnlich wie am hyalinen Knorpel. Der von den alten Anatomen geprägte Begriff des „Lidknorpels“ besteht zwar nicht histologisch, aber doch funktionell in einem gewissen Sinne zu Recht.

Von hier aus wird auch die Fasernordnung des tiefen lateralen Lidbandes verständlich. Dieses muß einerseits als Sehne der Orbicularisbündel eine gewisse Fixation ermöglichen, andererseits aber auch mit den beiden Tarsi und dem vorrückenden lateralen Lidwinkel beim Lidschlag beweglich sein. Beide Aufgaben können durch die beschriebene Gitterstruktur, die bei jeder Lidstellung sich entsprechend gruppieren kann, ohne dabei an Festigkeit zu verlieren, gelöst werden.

Noch für eine andere Gruppe von Geweben ist die Nasalverschiebung beim Lidschlag von Bedeutung, nämlich für das „Levator-tarsus-system“. Die auffallende Tatsache, daß die Levatoraponeurose nicht aus parallelen Längszügen besteht, sondern aus Querfasern, die sich in beiden Richtungen großwinklig überkreuzen, bringt auch besondere funktionelle Verhältnisse mit sich. Die Aponeurose entfaltet sich dadurch in der gleichen Ebene wie das kollagene Bindegewebe der Lider. Wenn man nun den oben geschilderten Bewegungsmechanismus der Lider berücksichtigt, so erklärt sich die Struktur der Aponeurose wie auch ihre funktionelle Zusammengehörigkeit mit dem M. tarsus zwanglos. Da z. B. bei der Lidöffnung nicht nur das Oberlid gehoben, sondern auch nach temporal verlängert und der Lidbogen wieder vergrößert wird, so muß die Aponeurose außer der Rückwärtsbewegung auch eine quere Spreizung, also eine Vergrößerung der Gitterwinkel er-

fahren. Umgekehrt müssen sich die Gitterwinkel beim Lidschluß wieder verkleinern. Die Levatorsehne unterliegt also bei jedem Lidschlag Querbeanspruchungen, ebenso wie das Lid im ganzen, die durch die Gitterstruktur der Fasern abgebaut werden können. Die Aponeurose kann auf diese Weise die Medialverschiebungen des ganzen Lidapparates mitmachen. Dadurch tritt aber zugleich die Gefahr einer Abschwächung der eigentlichen Hubkraft des Muskels auf. Denn wenn die Levatorsehne eine Gitterstruktur hat, so müßte sie bei der Muskelkontraktion unter Zuspitzung ihrer Winkel nachgeben und damit den Kontraktionseffekt einschränken. Umgekehrt müßte bei der Erschlaffung des Muskels wieder eine quere Dehnung erfolgen, um die Ausgangsstellung wieder zu erreichen. Dazu aber wäre der Muskel von sich aus gar nicht befähigt. Er brauchte also Hilfsstrukturen.

Diese sind nun tatsächlich vorhanden. Sowohl der *M. tarseus* wie auch die von Whitnall beschriebene sehnige Muskelscheide können als solche aufgefaßt werden. Durch sie können die angeführten Momente sowohl aktiv wie passiv vermieden und damit ein Funktionssystem höherer Ordnung aufgebaut werden.

Man muß sich also vorstellen, daß die Aponeurose für jede Lidstellung eine spezifische Winkelgröße ihrer Faserbündel aufweist. Da nun bei der Lidhebung eine Dehnung des Oberlides auftritt, ergibt sich der „paradoxe“ Effekt, daß die Aponeurose auseinandergespreizt und die Kreuzungswinkel vergrößert werden. Das Gegenteil also von dem, was man zunächst erwartet. Wie ist dies aber möglich? Hier tritt nun der *M. tarseus* in Funktion. Seine vertikalen Fasern können durch ihre Kontraktion die Verkürzung und damit die Vergrößerung der Gitterwinkel der Aponeurose bewirken. Sie spannen damit zugleich die Sehnenplatte selber und gewährleisten durch die arkadenförmig abzweigenden Horizontalfasern ihren queren Zusammenhalt. Im ganzen handelt es sich dabei natürlich um minimale Bewegungsausschläge.

Umgekehrt muß z. B. bei Lidschluß, bei dem ja eine Verkürzung der Lidspalte eintritt, der Kreuzungswinkel der Sehnenfasern wieder geringer werden. Es ist also eine Nachspannung der Aponeurose in horizontaler Richtung, d. h. eine aktive Verkleinerung der Winkel erforderlich. Diese kann nun einerseits durch den *M. orbicularis* selber erfolgen, andererseits aber auch durch die horizontalen Querfasern des *M. tarseus* an seinem oberen Rande

(s. Abb. 12). Dadurch würde auch die enge räumliche Ineinanderfüßung der Tarseusfasern mit der Levatorsehne verständlich.

In der Tat fanden sich nun bei den oben geschilderten Fällen mit offen und geschlossen fixierter Lidspalte erhebliche Verschiedenheiten im Aufbau des glatten Lidhebers. Abb. 24 zeigt noch in der rechten oberen Bildecke den Muskel in seiner verkürzten und verdickten Form, wobei auffällt, daß sich sehr viele Schräg- und Querschnitte finden. Seine Gesamtlänge betrug hier 7 mm, die Dicke im oberen Drittel 1,2 mm. Umgekehrt zeigte der *M. tarseus* des geschlossenen Lides eine mehr langgestreckte Form und wesentlich weniger Querschnitte. Seine Gesamtlänge betrug 12 mm und seine Dicke (an der gleichen Stelle gemessen) 0,8 mm. Der Muskel hat sich also bei der Öffnung verkürzt und zugleich an der Ansatzstelle der Aponeurose stärker in die horizontale Richtung umgelagert. Dadurch ist einerseits die Levatorsehne weitergestellt, andererseits aber auch ihr querer Zusammenhalt verstärkt worden. Umgekehrt ist von den zahlreicheren Horizontalfasern bei der Öffnungsstellung ein verstärkter Effekt in dieser Richtung bei Beginn des Lidschlusses möglich, wobei das Aponeurosegitter wieder in die Länge gestreckt werden kann. Gleichzeitig baut sich der *M. tarseus* wieder mehr zu einem Längssystem um.

Der *M. tarseus* kann also als der eigentliche Spannungs- und Stellungsregulator für die Levatorsehne angesehen werden. Da er an beiden Enden in elastische Sehnen übergeht, handelt es sich also um ein elastisch-muskulöses System im Sinne Benninghoffs. Der glatte Lidheber braucht also keinen Antagonisten, sondern wird durch die elastischen Sehnen wieder gespannt oder besser ausgedrückt, bei jeder Lidstellung für jede Formänderung der Aponeurose funktionstüchtig erhalten.

Diese für die Levatorfunktion wichtige Aufgabe ist bisher nicht gesehen worden. Man spricht dem glatten Lidheber im allgemeinen nur eine Haltefunktion zu, sozusagen zur Unterstützung des quergestreiften Levator, der zu einer Dauerkontraktion nicht befähigt ist. Darüber hinaus aber fällt ihm eben jene charakterisierte Aufgabe der spezifischen Einstellung der Levatoraponeurose zu. Es ist wahrscheinlich, daß bei der Ptose, die ja durch eine konstitutionelle Minderung oder Lähmung dieses Muskels entstehen kann, der Ausfall dieser Funktion schwerer ins Gewicht fällt als der Wegfall der sog. Haltefunktion, wobei man ja immer schwer verstehen kann, warum nicht auch der *M. levator* die volle Hebung

des Lides leisten kann. Der glatte Lidheber aber bestimmt ja die Grundeinstellung der Levatoraponeurose und damit indirekt auch die Hubhöhe. Wenn sie ausfällt, muß jener eingangs theoretisierte Effekt auftreten, daß die Aponeurose auf den Zug des Muskels nachgibt und damit einen Teil seiner Wirkung aufhebt. So könnte dann Ptose entstehen. Daß sich der Ausfall trotzdem nicht stärker bemerkbar macht, hängt vielleicht mit der Erhaltung des elastischen Gewebes zusammen, wobei auch das noch einer genaueren Untersuchung bedarf.

2. Der Lidhebemechanismus

Wie und wohin werden nun die Lider bei der Öffnung zurückgeklappt und welche Mechanismen spielen dabei eine Rolle?

Sowohl bei der Präparation als auch am Schnittpräparat fällt das konstante Vorkommen eines Fettkörpers auf, der mit zugespitzter Kante bis in den beweglichen Teil der Lider hineinragt. Seine vordere Begrenzung bildet das sog. Septum orbitale, die hintere die Levatoraponeurose. Die untere Spitze kann bis zur oberen Tarsuskante herunterreichen. Nach hinten geht er kontinuierlich in das orbitale Fettgewebe über. Diesem Fettkörper, dem man in der Regel keine besondere Beachtung geschenkt hat, kommt nun für den Hebemechanismus eine wichtige funktionelle Bedeutung zu.

Untersucht man z. B. verschiedene Funktionsstellungen der Lider, so zeigt dieser Fettkörper Formveränderungen. Bei geschlossenem Lid ragt er tief und dreieckig in das Lid herein, bei geöffnetem ist er abgeplattet, nach hinten gerutscht und zurückgeschoben worden. Dabei ist er zugleich mehr in die Länge gestreckt und einen Teil des vorher von ihm eingenommenen Raumes nimmt jetzt das Lid selber ein (Abb. 24). Man kann also beobachten, daß der bewegliche Teil des Lides bei der Öffnung in jene Tasche hineingeschoben wird, in der der Fettkörper sozusagen als Platzhalter liegt. In gleichem Sinne spricht auch die Tatsache, daß er in der Medianebene am meisten, lateral und medial dagegen allmählich abnehmend weniger unter dem Orbitalrand hervorragt, denn in der Mitte sind diese Verschiebungen am größten.

Auch an dem sog. dritten Augenlid der Säuger läßt sich ein solcher Fettkörper nachweisen, der in diesem Falle eine ähnliche Aufgabe hat. Also auch hier existiert eine solche Tasche, die durch

die Verformbarkeit des Fettgewebes jederzeit für die Aufnahme des Lides zur Verfügung steht (Rohen 1952).

Diese Tatsachen erklären vielleicht auch das Hervortreten bzw. Zurücksinken des Bulbus bei der Lidbewegung (Friebertg u. a.). Wenn nämlich bei der Lidöffnung der Bulbus etwas aus der Or-



Abb. 24. Dasselbe Präp. wie Abb. 22. Veigel A. E. Vergr. 7fach. Man beachte die Umformung des Fettkörpers. Das Lid ist nach rückwärts z. T. in den Raum dieses Fettkörpers hineingeschoben worden. Der sonst dreieckig in den beweglichen Teil des Oberlides hineinragende Fettkörper ist hier stark abgeplattet und verformt

bita hervortritt, so wird damit zugleich innerhalb der Orbita der Raum für den nach hinten gedrängten Fettkörper freigegeben. Umgekehrt kann der durch den Druck des Lidapparates in die Orbita zurückgeschobene Bulbus den Fettkörper wieder in die freiwerdende Tasche zurückdrücken, wozu auch die kräftigen elastischen Membranen mit ihren eingestreuten glatten Muskelfasern beitragen können. Dieser Mechanismus ist bei der Nickhaut der Säuger einseitig ausdifferenziert und läßt sich auch hier experimentell nachweisen. Die Rückwärtsbewegung des Bulbus selbst wird wahrscheinlich mehr von dem transversal ausgespann-

ten Muskelbogen des Orbicularis (Pars lacrimalis-Lidrandteil-Lig. palp. lat. prof.) ausgeführt, während die frontal ausgebreiteten Bögen des Kreismuskels zugleich das Lid aus der Tasche herausziehen. Beide Anteile arbeiten also zusammen.

Beim Unterlid liegen die Verhältnisse etwas anders als beim Oberlid. Der meist mit Unsicherheit erwähnte Fascienzipfel vom m. rectus inf. ist tatsächlich vorhanden, besteht aber in der Hauptsache aus elastischen Fasern, die ein dichtes, längsgestelltes Maschengitter bis zum Tarsusrand bilden. In dieses elastische Netz strahlen auch die elastischen Sehnen des M. tarseus des Unterlides ein. Im Lid selbst steht er mit einem ebenso dichten, quergestellten Netz in Zusammenhang, das oberflächlicher liegt.

Wenn das Unterlid also durch die Orbiculariskontraktion gehoben worden ist, so sinkt es bei der Lidöffnung nicht einfach der Schwere nach herunter, sondern wird durch das elastische System wieder in seine Ausgangsstellung zurückgezogen. Dabei kann der M. tarseus mitwirken, der ja auch charakteristischerweise hier mehr horizontal — also in Richtung der Lidbewegung — angeordnet ist (Abb. 13). Schließlich muß noch einer anderen Fasergruppe gedacht werden, nämlich des M. ciliaris (Riolani). Sie hängt zwar kontinuierlich mit dem übrigen Orbicularis zusammen, lagert sich aber so speziell um die Drüsenausführungsgänge am Tarsusrande, daß man ihr von jeher eine besondere Funktion zugeschrieben hat (Krehbiel, Virchow, Henke, Merkel, Lauber u. a.). Durch die aufgezeigte Gitterstruktur dieses Muskels, durch dessen Maschen die Ausführungsgänge hindurchgesteckt sind, wird es verständlich, daß dieser Orbicularisteil speziell ihre Verengerung bei der Lidschlußbewegung bewirken muß, was bisher alle Autoren — auch ohne Kenntnis der räumlichen Anordnung — angenommen haben. Zahlreiche Fasern strahlen aber auch mit elastischen Sehnen in den Tarsus hinauf und enden meist an den elastischen Faserkörben der Drüsenalveolen. Das führt einerseits zu einem Ausquetschen der Drüsenausführungsgänge und damit zur „Einfettung“ des Lidrandes, was ja zur Verhinderung des Tränenüberlaufes von gewisser Bedeutung ist, zum anderen aber auch in gewissem Sinne zu einem Ansaugen des Sekretes in die unteren Abschnitte der Tarsaldrüsen. Das ist für die Sekretförderung der mächtigen, gleichsam „eingemauerten“ Drüsenpakete vielleicht nicht unwesentlich. Auch bei den Haus Säugern, bei denen ein besonderer Muskel für diese Drüsen vor-

handen ist, ließ sich ein spezieller Mechanismus zur Sekretförderung nachweisen. Hier ziehen die **Sehnen** dieses Muskels jeweils zwischen die Septen der Tarsaldrüsen, die hier auch eine zylindrische Gesamtgestalt haben (s. a. Rohen 1952).

Dadurch können sie offenbar aktiv ausgequetscht werden im Gegensatz zum Menschen, bei dem mehr ein passiver Mechanismus durch Ansaugung vorherrscht.

3. Der Mechanismus der Tränenableitung

Alle bis jetzt geschilderten Mechanismen werden in einer gewissen übergeordneten Weise sinnvoll, wenn man sie auf den Tränenmechanismus bezieht.

Der Lidapparat hat zunächst die grobmechanische Aufgabe des Schutzes für das Auge. Er ist aber noch in einer mehr biologischen Weise für die Erhaltung des Auges wichtig, nämlich durch die Beeinflussung des normalen Quellungszustandes der Cornea von der Tränenflüssigkeit aus. Nach neueren amerikanischen Befunden (D. G. Cogan und Mitarbeiter) wird die Quellung der Hornhaut und damit ihr Undurchsichtigwerden weder durch die Wasserstoffionenkonzentration, noch durch den hydrostatischen Druck, sondern vor allem durch die Permeabilitätsverhältnisse an den epithelialen Membranen verhindert. Diese Membranen sind ideale semipermeable Membranen und die benetzende Tränenflüssigkeit ist relativ hypertonisch. Dadurch wird der Cornea dauernd Wasser entzogen und es entsteht ein Gefälle vom Limbus zur Hornhautmitte, das für den normalen Saftstrom in der Hornhaut verantwortlich zu machen ist. Werden die Membranen aber geschädigt, so tritt Quellung und Gefäßsprossung vom Limbus her ein, wodurch sogleich eine verbesserte Entwässerung und damit wieder eine Entquellung mit Gefäßverödung bewirkt wird. Der Kreis ist geschlossen und die normale Durchsichtigkeit der Hornhaut wieder hergestellt. Die Membranen regeln diesen Flüssigkeitswechsel.

Wenn also die Benetzung der Cornea mit Tränenflüssigkeit, ihre Verdunstung an der Luft und der dadurch sich entwickelnde hypertonische Zustand für die Erhaltung der normalen Entquellung der Cornea wichtig ist, so erhält der Lidapparat neben seinen äußerlich mechanischen Aufgaben noch eine neue, mehr biologische Funktion. Um nämlich jenen gering hypertonischen Zustand auf der Cornea zu erhalten, muß einerseits eine kontinuier-

liche Absonderung, andererseits aber ein ebenso gleichmäßiger Abfluß erfolgen können. Dazwischen muß der Lidschlag jeweils so eingefügt sein, daß weder durch zu rasche noch zu langsame Aufeinanderfolge der Tonus der benetzenden Flüssigkeit in ein Extrem fällt.

Zur Erfüllung dieser Aufgaben wirken alle Teile des Lidapparates zusammen. Betrachten wir noch einmal die Bewegungsform der Lider. Warum erfolgt eigentlich jene Medialbewegung, die — wie wir am Beispiel der Levatoraponeurose gesehen haben — doch den ganzen Mechanismus so kompliziert? Sie steht eben im Zusammenhang mit der Bewegung der Tränenflüssigkeit über die Hornhaut. Die Lage der Tränendrüse wird sinnvoll. Bei jedem Lidschlag wird durch die Levatoraponeurose und das Muskelnetz des *M. tarseus* auf der unteren Tränendrüse die Absonderung des Sekretes begünstigt. Durch die zunächst senkrecht abwärts gerichtete Oberlidbewegung wird dieses auf der Hornhaut verteilt und erhält in der Schlußphase noch einen Schub nach medial, wo ja die Abflußwege liegen. Im Unterlid dominiert die Horizontalbewegung, so daß die hier weiter lateral gelegenen Tränenpünktchen in die gleiche Höhe mit den oberen gebracht werden und erst so in den Tränensee eintauchen können. Die ungleichmäßige Lage der Tränenpapillen steht also mit dem spezifischen Bewegungsmechanismus der Lider in Zusammenhang. In der Rinne zwischen *Bulbus* und *Caruncula lacr.* sammelt sich die Flüssigkeit zunächst an. Dadurch, daß die Muskelfasern, die vom Hornerischen Muskel zur Karunkel laufen, diese zurückziehen, wird der Tränensee noch vertieft und seine Fassungskraft vergrößert. Zu gleicher Zeit kontrahiert sich natürlich auch der *M. ciliaris Riolani* und „fettet“ den Lidrand ein, um ein Überfließen der Flüssigkeit zu erschweren. Zugleich wird neues Sekret in die Gänge gesaugt und damit für einen neuen Lidschlag bereitgestellt. Die Tränenpapillen machen eine kleine Kippbewegung nach hinten (Frieberg) und tauchen dadurch erst voll in die Tränenflüssigkeit ein, sind aber zunächst geschlossen. Zieht man die Muskelstrukturen an den Tränenkanälchen für die Funktionsanalyse heran, so ergibt sich zwanglos folgende Vorstellung, die aber dadurch zunächst noch nicht bewiesen ist. Bei der Kontraktion des Orbicularissystems muß der doppelschraubige Sphinkter an den vertikalen Schenkeln der Tränenröhrchen eine Verengerung bewirken. Der Lidschlag dient also in erster Linie der Anstauung der Tränenflüssigkeit im

inneren Augenwinkel bei geschlossenen Papillen. Da aber gleichzeitig beide Lider nach medial rücken und die horizontalen Kanälchen nur eine einfach schraubige Längsmuskulatur haben, so muß sich der Abstand zum Tränensack verkürzen. Diese, die horizontalen Tränenkanälchen umgebende Längsmuskulatur begleitet sie aber nur bis zu ihrer Einmündungsstelle in den Tränensack, der selbst außerhalb einer spezifischen Muskelhülle liegt. Der eigentliche Motor der Tränenableitung liegt daher gar nicht im Bereich des Tränensackes, wie vielfach angenommen wird, sondern fast ausschließlich an den Tränenkanälchen selber. Nach den funktionsmechanischen Untersuchungen von Goerttler und Fischer (1951) an der Gefäßwand, muß man annehmen, daß eine Schraubenstruktur mit kleinem Steigungswinkel zu einer Erweiterung, eine solche mit großem dagegen zu einer Verengung des Lumens führen muß. Beide Fälle kommen nun, wenn auch in abgewandelter Form, an den Tränenröhrchen vor. Die Verengung muß daher an dem vertikalen, die Erweiterung an dem horizontalen Abschnitt eintreten, wenn ein Lidschluß oder ein Lidschlag erfolgt. Die Unterscheidung zwischen Lidschlag und Lidschluß von Schirmer scheint mir für den Tränenmechanismus nicht wesentlich zu sein (s. a. Frieberg). Da der Verschuß der Öffnung zeitlich mit der Erweiterung des anschließenden Teiles zusammenfällt, muß ein Unterdruck und damit im Beginn der Lidöffnung ein Saugeffekt entstehen. Umgekehrt kann bei beginnendem Lidschlag die aufgesaugte Flüssigkeit durch die Kompression an den vertikalen Schenkeln zum Tränensack weiterbefördert werden. Der Anfangsteil der Tränenwege wirkt also als Druck- und Saugpumpe.

Damit ist zwar nichts grundsätzlich Neues ausgesagt, denn der Saugeffekt ist längst eine sichere klinische Erfahrung geworden. Dennoch sind die anatomischen Grundlagen der vielfachen klinischen wie physiologischen Beobachtungen eigentlich selten genauer diskutiert worden. Die meist übliche Ansicht, daß der Tränensack dilatiert würde und so die Tränenflüssigkeit ansauge (Schirmer, Halben u. a.), muß doch sehr eingeschränkt werden. Frieberg, der sich als letzter energisch gegen die Dilatationstheorien ausgesprochen hat, nimmt statt dessen eine Kompression des ganzen Kanälchensystems einschließlich des Tränensackes beim Lidschlag an, was m. E. wiederum das andere Extrem ist.

Nach den mitgeteilten anatomischen Beobachtungen scheint mir eine totale Kompression ebenso schwer vorstellbar wie eine totale Dilatation. Die Vorstellung einer gleichzeitigen Kompression und Dilatation, jedoch an verschiedenen Stellen des Kanalsystems,

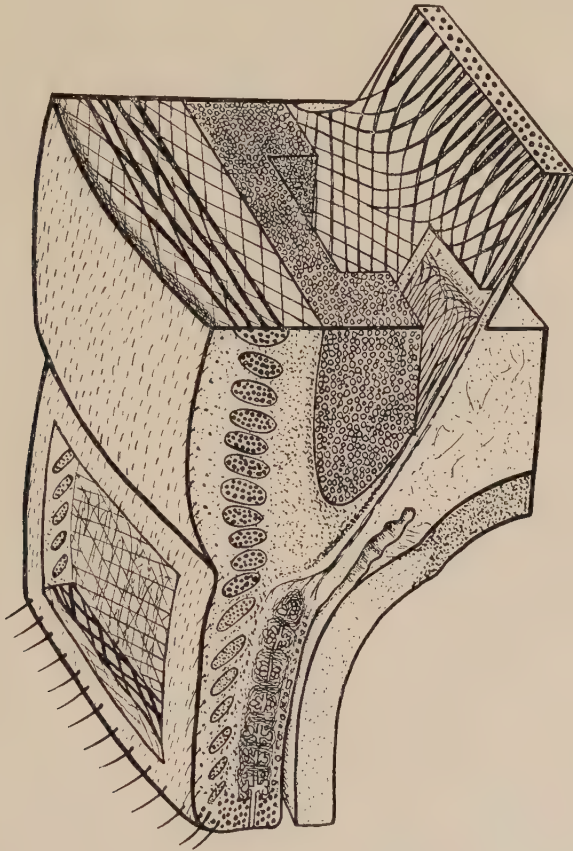


Abb. 25. Strukturschema des Oberlides. Re.-oben die Levatorplatte mit ihrer Aponeurose und dem darunterliegenden M. tarseus (etwas vorragend). Durch das vordere Fenster Aufblick auf den Tarsus und den M. ciliaris Riolani, der etwas unter der Tarsusplatte vorgezogen gedacht ist (Zeichnung v. Verf.)

stellt vielleicht eine gewisse Synthese zwischen den bisherigen extremen Meinungen dar.

Ich habe auch versucht, mit Hilfe eines Mikromanometers von 0,4 mm Durchmesser im Selbstversuch die erwogenen Effekte nachzuweisen, was aber bisher noch nicht in befriedigender Weise gelungen ist. Darüber kann vielleicht später noch an anderer Stelle berichtet werden.

Der Lidschlag leitet also die Tränenabsonderung an den Drüsen ein, bewegt die Flüssigkeit mit einer komplizierten Wischbewegung über die Hornhaut und befördert im gleichen Akt durch die Kompression am vertikalen Tränenröhrchen die vorhandene Flüssigkeit in den Tränensack weiter. Gleichzeitig entsteht im Kanälchensystem ein Unterdruck, der die im Tränensee angestaute Flüssigkeit im Moment der Lidöffnung absaugt. Alle andern Funktionsmechanismen, die Entleerung der Meibomschen Drüsen, die Verstellbarkeit der Levatoraponeurose, und ihr Zusammenhang mit dem M. tarseus, der Lidhebemechanismus ordnen sich diesem, offenbar wichtigstem Funktionsgeschehen unter. Dadurch ergibt sich schließlich doch, trotz der zahlreichen Einzelstrukturen und Mechanismen, ein funktionelles Gesamtbild.

V. Ergebnisse der Untersuchungen

Auf Grund morphologischer Untersuchungen am dicken Schnitt, wobei besonders der Flach- und Horizontalschnitt berücksichtigt worden ist, werden eine Reihe neuer, funktioneller Strukturen mitgeteilt.

1. Der M. orbicularis oculi ist kein reiner Kreismuskel, sondern ein kompliziertes Fasergeflecht, das kontinuierlich in die mimische Muskulatur der Umgebung übergeht. Es ist lateral durch zwei Lidbänder radiär fixiert. Die Fasern ordnen sich im Ober- und Unterlid zu Bögen, die peripher allmählich aufreißen und sich schließlich überkreuzen. Oben gehen sie in den M. frontalis, unten in die Mm. zygomatici und levatores über. Diese Muskulatur kann daher die bei der Kontraktion abgeflachten Bögen wieder spannen, so daß sie für eine neue Kontraktion bereit sind. Im ganzen zeigt der M. orbicularis in jedem Quadranten unterschiedliche Verhältnisse, so daß der Bewegungsmechanismus der Lider, wie er am Lebenden beobachtet wurde, funktionell verständlich wird.

2. An den Tränenwegen zeigte die Muskulatur am vertikalen Schenkel eine Sphinkteranordnung in Form zwei sich kreuzender Muskelspiralen, die sich aus dem übrigen Orbicularissystem abspalten. An den horizontalen Schenkeln fand sich eine Längsmuskulatur mit geringem Neigungswinkel gegen das Kanälchen und einer schwachen schraubigen Torsion. Der Tränensack selbst liegt außerhalb eines speziellen Muskelgefüges. Diese Muskulatur bewirkt wahrscheinlich durch gleichzeitige Verengung des ver-

tikalen Schenkels und Erweiterung des horizontalen beim Lidschlag einen Unterdruck im Kanälchensystem, der im Beginn der Öffnung die im Tränensee angestaute Flüssigkeit aufsaugen kann. Die Weiterbeförderung geschieht im Beginn des Lidschlusses durch Kompression des vertikalen Tränenkanälchens. Das Kanälchensystem wirkt somit zugleich als Druck- und Saugpumpe.

3. Die sehnige Aponeurose des *M. levator* besteht nicht aus parallel geordneten, sondern breitwinklig sich kreuzenden Fasern. Dadurch kann die Aponeurose die Medialverschiebungen beim Lidschlag mitmachen, kommt aber zugleich in Gefahr, die Kontraktionswirkung des Levator durch Winkeländerung des Gitters zu erschweren. Diese wird durch die Einschaltung des glatten Lidhebers kompensiert. Der *M. tarseus* zeigt am Beginn der Levatorsehne eine Zone horizontalgelagerter Querfasern, die arkadenförmig von den übrigen abzweigen. Der ganze Muskel ist ein Syncytium mit elastischen Sehnen an beiden Enden. Er reguliert die Funktionsstellung des Sehnengitters der Levatoraponeurose und ermöglicht ihre „paradoxen“ Bewegungseffekte.

4. Das Bindegewebsgerüst der Lider zeigt eine auffallende, regelmäßige Gitterstruktur vor allem in der Horizontalebene. In sie lagert sich das Gefäßsystem sowie die Hautbündel des *Orbicularis* systemgerecht ein. Die kollagenen Fasern gehen kontinuierlich in den Tarsus über, wobei vorher eine Umlagerung in die Vertikale erfolgt. Im Tarsus ziehen sie unter Bildung arkadenförmiger Bügel senkrecht zur Oberfläche. Damit hat der Tarsus faserarchitektonisch eine ähnliche Struktur wie der hyaline Knorpel (Benninghoff).

5. Am lateralen Lidwinkel werden besondere Bindegewebsstrukturen beschrieben, die das Zurückbleiben des Lidwinkels bei der Orbiculariskontraktion erklären können. Es wird eine Unterscheidung von drei lateralen Lidbändern (*Lig. palp. lat. superf., med., prof.*) vorgeschlagen. Eine Raphe palp. lat. im Sinne einer sehnigen Unterbrechung der Muskelfasern gibt es nicht.

6. Bei der Öffnung können die Lider als Ganzes in eine, hinter dem Septum orbitale gelegene Tasche zurückgeklappt werden, die von einem Fettkörper ausgefüllt ist. Dieser verformt sich dabei, er plattet sich ab und wird stufenweise nach hinten geschoben. Durch das gleichzeitige Vorrücken des Bulbus wird in der Orbita dafür ein entsprechender Raum freigegeben. Aus dieser Tasche kann das Lid beim Lidschlag wieder hervorgezogen werden, wobei der

Bulbus nach hinten gedrückt und der Fettkörper wieder an seine Stelle bewegt wird.

7. Alle Einzelmechanismen werden im Sinne einer übergeordneten Gesamtfunktion zur Erhaltung des normalen Quellungs-zustandes der Hornhaut über die Regulierung der Tränenbewegung diskutiert.

Morphologische Studien zur Funktion des Lidapparates beim Menschen

VI. Zusammenfassung

Auf Grund histologischer und lupenpraeparatorischer Untersuchungen des Lidapparates werden neue morphologische Unterlagen für den Bewegungsmechanismus der Lider, den Lidhebe-mechanismus sowie den Mechanismus der Tränenableitung beigebracht.

Морфологические изучения функции аппарата века у человека **Краткое содержание**

На основании гистологических и препараторных исследований под лупой аппарата века, приобретаются новые морфологические материалы по выяснению двигательного механизма века, поднимающего веко механизма, а также механизма отвода слез.

Summary

A la suite de recherches histologiques et préparatoires à la loupe sur l'appareil des paupières, l'auteur fournit de nouvelles documentations concernant le mécanisme moteur des paupières, le mécanisme releveur des paupières ainsi que le mécanisme abducteur lacrymal.

Recherches morphologiques sur la fonction de l'appareil des paupières chez l'homme

Résumé

Basing upon histological examinations of microscopical preparations of the eyelid system, new morphological results concerning the eyelid moving mechanism, the lid lifting mechanism as well as the mechanism of tear derivation, are described.

VII. Literatur

Adachi, B.: Mikroskop. Untersuchungen über die Augenlider der Affen und des Menschen Mitt. med. Fakult. Tokyo Nr. 2, (1906). — Alfieri, A.: Sulla distribuzione delle fibre elastiche nei bordi palpebrali Ann. Oftalm. **27** (1898). — Arlt, Über den Ringmuskel der Augenlider. Graefe Arch. **IX**, **1**, **64** (1863). — Ders.: Über den Tränenschlauch. Graefe Arch. **I**, **2** (1855) 135. — Ashikaga, M.: Anatomie des Tränenweges. Nippon Gankakai Zasshi Japan. **29** (1925). — Ask, F.: Über die Entwicklung der Lidränder. Anatom. Hefte. I. H. **36** (1908) 109. — Ders.: Studien über die Entwicklung des Drüsenapparates. . . Anat. Hefte. I. H. **40** (1910) 122, 490—528. — Aubaret, M.: Recherches sur la morphol. du conduit lacrymonasal chez l'homme. Bibliogr. anat. **20** (1910). — Ders.: des rapports des faisceaux lacrymaux de l'orbiculaire des paupières et de leur action sur le sac lacrymal. C. R. Soc. Biol. **67** (1909). — Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. I. (1942). — Ders.: Der funktionelle Bau des Hyalinknorpels. Erg. Anat. u. Entw. **26** (1925) 1—54. — Braun, G.: Eine bes. Form des Epicanthus mit kongenitaler Ptosis. Klin. Mbl. **68** (1922) 1. — Carlini, V.: Il tessuto elastico in rapporto con le glandole di Moll. Ann. Ottalm. **36** (1907). — Cogan, D. G.: Untersuchungen zur klinischen Physiologie der Hornhaut. Ber. üb. d. Zuskft. d. dt. ophthalm. Ges. **54** (1948) 6—13, s. a. Lectures, Unitarian service committee medical mission to germany, July 2 (1948). — Contino, A.: Üb. d. Entw. d. Karunkel und plica semilun. beim Menschen. Graefe Arch. **71** (1909). — Ders.: Über Bau u. Entw. des Lidrandes beim Menschen. Graefe Arch. **64** (1907). — Clermont, C. r. de l'Assoc. des Anat. Suppl. (1909). — Eisler, P.: Augenlider, Bindehautsack und Tränenorgane. In: Kurzes Hdb. d. Ophthalmologie von Schieck-Brückner I. (1930) 226—293. — Enslin, Histol. d. Carunkula lacr. des Menschen. Arch. Augenh. **51** (1905). — Dabelow, A.: Vorstudien zur Betrachtung der Zunge als funktionelles System. Verh. Anat. Ges., Vers. Kiel, **48** (1950). Erg. H. Anat. Anz. **97** (1951) 132—145. — Ders.: Der Entfaltungsmechanismus der Mamma. Morph. Jb. **73** (1933) 69—99. Morph. Jb. **85** (1941). — Dabelow, R.: Vorstudien zur Betrachtung der Zunge als funktionelles System II. Morph. Jb. **91** (1951) 33—76. — Fazakas, A. Epiphora atonica. Klin. Mbl. **80** (1928) 788. — Ders.: Über doppelte Tränenkanälchen und Tränenabfluß. Klin. Mbl. **91** (1933) 195—400. — Fischer H. a. s.: Über d. fkt. Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand. Morph. Jb. **91** H. 3 (1951) 394—445. — Frieberg, T.: Über die Mechanik der Tränenableitung. Z. Augenh. **37** (1917) 42—66, 211—243, 324—366. — Ders.: Weitere Untersuchungen über die Mechanik der Tränenableitungen. Z. Augenh. **39** (1918) 266—283. — Fumagalli, A.: Il tessuto elastico nella glandula lacr. dell'uomo. Monit. zool. ital. **8** (1898). — Gad, J.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Bewegung der Tränenflüssigkeit und der Augenlider des Menschen. Festschrift f. Fick, (1899). Arch. Anat. und Physiol. Suppl. (1883) 69—87. — Gangelen, Rö.-Untersuchungen der Tränenwege. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **2** (1918). — Gallenga, R.: Particolari anatomici sulle prime vie lacrimali

e sul meculo di Horner. Arch. ital. Anat. **23** (1926) 435—443. — van Gilse, P. G. H.: Mbl. Augenheilk. II, **69** (1922) 3—9. — Goerttler, K.: D. Differenzierungsbreite tierischer Gewebe im Lichte neuer experimenteller Untersuchungen. SB. Heidelberg Akad. Wiss., Math.-nat. Kl. Jg. 1938, 8 Abhdl. Heidelberg (1939). — Ders.: Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Gefäßwand. Morph. Jb. **91** (1951) 368—393. Halben, R.: Beiträge zur Anatomie der Tränenwege. Graefe Arch. **57** (1904) 61—92. — v. Hasner: Beiträge zur Phys. u. Path. des Tränenableitungsapparates, Prag (1850). — Heinlein,: Zur makroskop. Anat. der Tränenröhrchen. Graefe Arch. XXI (1875) 1. — Henke: Die Öffnung und Schließung der Augenlider und des Tränensackes. Graefe Arch. IV, (1858) 2, 70. — Ders.: Graefe Arch. **8** (1861) 1, 363. — Hesser, C.: Der Bindegewebsapparat und die glatte Muskulatur der Orbita beim Menschen. Anat. Hefte **49**, I., (1913) 1—302. — Ders.: ds. Wiesbaden, Verlag J. F. Bergmann (1913). — Ivers, K.: Beiträge zur normalen und path. Anatomie des Tränenschlauches. Beitr. Augenh. H. **35**, **36**. (1898). — Iwata, N.: Beitr. z. Kenntnis der Formverhältn. d. Tränenwege d. Menschen. Fol. anat. japan. **5** (1927). — Klotz, J.: Zur vergl. Anat. der Lidmuskulatur. Arch. mikrosk. Anat. **41** (1893) 1—18. — Krauß, W.: Über die glatte Muskulatur der Orbita und der Lider. Münch. med. Wschr. Nr. **38**, **58**. Jg., (1911) 1993—1995. — Ders.: Arch. Augenh. **71** H. 4 (1911) 277. — Ders.: II. Die Membrana orbitopalpebralis. Arch. Augenh. **72** (1912) 20—44. — Krehbiel,: Die Muskulatur der Tränenwege und der Augenlider. Stuttgart (1878). — Lauber, H.: Das Auge in Möllendorffs Hdb. d. mikroskop. Anat. des Menschen III, **2** Berlin (1936). — Marx, E.: Über Anat., Phys. u. Path. des Augenlidrandes und der Tränenpunkte. Nerd. Tijdschr. Genesk. **67** (1923). — Ders.: Arch. Augenh. **114** (1924). — Ders.: Arch. Ophthalm. **117** (1926) 619—627. — Masugi, A.: Die Topographie der Tränendrüse der Japaner. Z. Morph. und Anthropol. **15** (1913) 247—258. — Merkel, Fr. u. Kallius, E.: Makroskop. Anat. d. Auges in Graefe-Saemisch, Hb. ges. Augenh. (1910) 1. — Monesi, L.: Morphol. d. fetalen Tränenwege. Klin. Mbl. **42** (1904). — Ders.: Bemerkungen z. Morph. d. menschl. Tränenwege. Klin. Mbl. **41** (1903). — Nagel, A.: Die Bedeutung elast.-muskul. Systeme. Nova acta Leopoldina, N. F. **14** Nr. 102, 103—142 (1945). — Onishi: Über einfach u. doppelt gefaltene Augenlider. Nippon Gankagakkai-Zasshi, Ber. jap. Ophthalm. Ges. **15** (1911). — Pröbsting: Beitrag zur feineren Anat. d. Lider u. Conjunctiva des Menschen u. d. Affen. Diss. Erlangen (1889). — Petry, G.: Über Formen u. Verteilungen elast.-musk. Verbindungen in d. Haut d. Haustaube. Morph. Jb. **91** (1951) 511—535. — Ploman, K. G.: Engel u. Knutson, Experim. studies of the lacrymal passageways. Acta ophthal. **6** (1928) 55. — Ploman, K. G.: Continued Investigations on the lacrymal Passages. Acta Ophthalm. **8** (1930) 155., sowie Arch. Ophth. **5** (1931). — Popoff: Contribution à l'étude du repli semilunaire et la caroncule lacrymale chez l'homme. Thèse méd. Paris **6** (1912). — Reitsch, W.: I. Lidschließer und Lidspalte. Z. Augenh. **59** (1926) 1—16. — Ders.: II. Lidspalte u. Hornhaut. Z. Augenh. **62** (1927) 145—155. — Ders.: Säuger u. Menschenange. Z. Au-

genh. **80** (1928). — Rochat, G. F. u. Benjamins, C. E. Graefe Arch. **91** (1915) 66—81, 92—100. — Ders.: Onderzoek. Physil. Labor., Utrecht, V. Reeks, **16** (1915) 78—93. — Rohen, H.: Der Bau der Regenbogenhaut beim Menschen u. einigen Säugern. Morph. Jb. **91** H. 1 (1951) 140—181. — Ders.: Zur funktionellen Anatomie des Lidapparates beim Menschen u. einigen Säugetieren. Verh. anat. Ges. 50. Vers. Marburg (1952). — Schaeffer, J. P.: On the clinical anatomy of the efferent lacrimal passages. Internat. Congress ophthalm. (1922). — Schirmer, O.: Studien zur Physiologie der Tränenabsonderung und Tränenabfuhr. Graefe Arch. **56** (1903) 197—291. — Ders.: Mikroskop. Anatomie u. Physiol. der Tränenorgane in Graef-Saemisch, Hdb. des. Augenh. (1904), Lief. 75 u. 76 1. Tl. 1. Kap. 7. — Scimemi, E.: Beitrag z. Lehre v. d. Tränenableitung. Du Bois Reymond Arch. Suppl. **291** (1892). — Schreiber, H.: Der Muskelapparat des duodenalen Choledochusendes. Arch. klin. Chirurg., **206** (1944) 211—232. — Scharf, J. H.: Über d. Verwendung d. photograph. Vergrößerungsgerätes zur Darstellung gr. Schnittpraep. Mikroskopie **6** H. 7/8 (1951) 254—256. — Toth.: Die Untersuchung d. Tränenpunktes u. d. Tränenkanälchens mit Hilfe der Spaltlampe. Klin. Mbl. Augenh. **91** (1933) 93—95. — Ders.: Klin. Mbl. Augenh. **91** (1933) 390—394. — Virchow, H.: Einige Bemerkungen zur Anatomie der Lider. Anat. Anz. 25, Suppl. (1904). — Ders.: Über den Lidapparat des Menschen. Arch. Physiol. (1904). — Ders.: Mikroskop. Anat. d. äuß. Augenhaut und des Lidapparates in Graefe-Saemisch Hdb. ges. Augenh. (1910) 1. — Walzberg: Über den Bau der Tränenwege der Haussäugetiere und des Menschen. Rostock (1876). — Weiss, O.: Schutzapparate des Auges in Hdb. norm. u. path. Physiol. v. Bethe, Bergmann u. a. XII, 2. Receptionsorgane II, Photoreceptoren II, Berlin (1931) 1273—1317. — Weber, A.: Über das Tränenableitungssystem. Klin. Mbl. I., **63** (1863). — Whinnall, S. E.: A ligament acting as a check to the action of the levator palbrae sup. muscle. J. Anat. and Physiol. **45** (1911). — Ders.: The levator palp. sup. muscle: The attachments and relations of its aponeurosis. The Ophthalmoscope **12** (1914) 258—263. — Ders.: Anatomy of the humanorbit and accessory organs of vision. Oxford Medical publications (1932). — Wibaut, F.: Über den sog. Epitarsus. Z. Augenh. **59** (1926). — Wolff, H.: Die Vorlagerung des M. levator palp. sup. mit Durchtrennung der Insertion. Arch. Augenh. **33** (1896). — Ders.: Über die Sehne des M. levator palp. sup. Z. Augenh. **13** (1905).

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. E. Ludwig

Die Frühentwicklung des Dens epistrophei und seiner Bänder beim Menschen

Von

Kurt S. Ludwig

Mit 20 Abbildungen im Text

Eingegangen am 15. September 1952

Im Jahre 1824 äußerte Cuvier nach Untersuchungen an fossilen und rezenten Knochen von Krokodilen die Ansicht, daß der Atlaskörper dem Processus odontoideus der Säugetiere homolog sei. Rathke (1839) schreibt in seiner „Entwicklungsgeschichte der Natter“: „Endlich verwächst der Körper des Atlas in der letzten Periode des Fruchtlebens mit dem Körper des Epistropheus und stellt nun an ihm den Processus odontoideus dar. Auch vermute ich sehr, daß bei höheren Thieren der Zahnfortsatz des Epistropheus ebenfalls Nichts anders, als der Körper des ersten Halswirbels ist.“ Bergmann (1845) stellte nach vergleichend-anatomischen Studien an Wirbeltieren die These auf, daß der Zahnfortsatz des Epistropheus der Atlaskörper sei. Als Hauptargument führt Bergmann an, daß die Knorpelfuge zwischen Zahn und Epistropheuskörper doppelt so dick sei, wie diejenigen der übrigen Wirbel, also wohl „zwei Epiphysen entspreche“. Rathke (1848) glaubt an diese These: „Aber auch meine vor mehreren Jahren ausgesprochene Vermuthung, daß gleichfalls bei den höhern Wirbelthieren der sogenannte Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas sein möge, ist jetzt durch Carl Bergmann zur Gewißheit gebracht worden.“ Daß der Dens epistrophei der Körper des Atlas sei, wird von den meisten Nachuntersuchern bestätigt (Jäger 1858, Robin 1864, Rathke 1866, Hasse 1873, Planteau 1883, Froriep 1883, 1886, Wirth 1884, Levi 1900,

Weiss 1901, Bardeen 1908, Weigner 1912, Virchow 1914, 1921, Gladstone und Erichsen-Powell 1915, Hayek 1923, Piiper 1928, Dawes 1930). Diese Auffassung wurde allgemein, auch für den Menschen, anerkannt und ging in die Lehr- und Handbücher ein (Koelliker 1879, Disse 1896, Schauinsland 1906, Bardeen 1910, Hertwig 1910, Broman 1911, Corning 1925, Weber 1927, Fischel 1929, Chiarugi 1936, Remaner 1936, Testut und Latarjet 1948, Brandt 1949, Clara 1949).

Schultze (1818) untersuchte junge Schildkröten und stellte fest, daß der Zahn ein eigener Knochen ist, der sich mit der cranialen Fläche des Epistropheus beweglich verbindet. Müller (1834) befaßte sich mit der vergleichenden Osteologie der Myxinoiden. Nach seiner Meinung ist der Zahn ein eigenes Knochenstück, das nie mit dem Atlas in Verbindung steht, dagegen mit dem Epistropheus knöchern verwachsen sein kann. Männer (1899) kommt durch seine Untersuchungen an Reptilienembryonen zu dem Ergebnis, daß der Epistropheus eine mächtig entwickelte hypochondale Spange besitzt, die nicht nur mit der Körperanlage des Epistropheus, sondern auch mit jener des Atlas verwächst. Der letztere Vorgang führt zur Bildung des Zahnes. Hagen (1900) glaubt, daß die Verschmelzung der Körper von Atlas und Epistropheus dadurch erfolgt, daß vom letzteren seitliche Fortsätze auswachsen, die sich mit dem Atlaskörper verbinden. Zwischen Atlaskörper und Epistropheus findet sich noch um die Chorda dorsalis der Rest der Zwischenwirbelscheibe. Nach Hagen wird demnach der Zahn hauptsächlich vom Epistropheus gebildet, nur sein cranialster Anteil entspricht dem Atlaskörper.

Träfe es zu, daß der Zahn der Atlaskörper ist, so müßte sich dieser Entwicklungsvorgang ab und zu in einer Hemmungs- mißbildung manifestieren, d. h. der Atlas müßte mehr oder weniger einem normalen Halswirbel gleichen, oder der Zahn wäre, nicht mit dem Epistropheus verwachsen, ein selbständiger Knochen. Solche Mißbildungen sind aber nie beschrieben worden (Macalister 1893, 1894, Disse 1896, Grimme 1904, Glaesmer 1910, Le Double 1912, Harrower 1922/23, Sick 1923, Heidsieck 1925, 1931, Tramontano-Guerriore 1927, Bystrow 1931, Cossu 1950). Diese Tatsache deutet darauf hin, daß der Dens epistrophei, wenigstens beim Menschen, nicht als Atlaskörper angelegt wird, sondern anderer Genese sein muß.

Wir haben diese Frage an den menschlichen Embryonen der Basler Anatomie untersucht. Dazu benützten wir Embryonen folgender SSL und Schnittrichtungen: 5 mm quer; 6 mm quer; 10 mm quer; 11 mm sagittal; 12 mm quer, sagittal und frontal; 13 mm frontal; 14 mm quer und sagittal; 15 mm quer; 16 mm quer, sagittal und frontal; 17 mm quer und frontal; 18 mm quer und sagittal; 19 mm sagittal; 20 mm quer und sagittal; 21 mm quer und sagittal; 22 mm quer; 22,5 mm sagittal; 23 mm quer und sagittal; 25 mm quer; 26 mm quer und sagittal; 27 mm quer und frontal; 28 mm quer und frontal; 29 mm quer; 30 mm quer; 38 mm quer; 47 mm quer.

Wir sind zu den folgenden Ergebnissen gekommen:

Die Entwicklung des Zahnes

Bei menschlichen Embryonen bis zu 10 mm SSL besteht die Anlage des Atlas (Abb. 1, 2) aus den Blastemen der beiden Massae laterales, der Neuralbögen und der hypochordalen Spange, des späteren Arcus ventralis (Froriep 1883, 1886). Keines dieser Blasteme tritt in nähere Beziehungen zur Chorda dorsalis. Von einer Anlage eines Atlaskörpers findet sich keine Spur. In der Anlage des Epistropheus (Abb. 2, 3) erkennt man die miteinander verbundenen Blasteme der Neuralbögen und des Körpers. Durch das Letztere verläuft nicht zentral, sondern etwas nach ventral gelegen die Chorda dorsalis. Die ventrale Begrenzung des Körperblastems ist etwas dichter, strichförmig. Es dürfte sich dabei um die von Froriep (1886) beschriebene hypochordale Spange des Epistropheus handeln. Eine Zahnanlage ist nicht vorhanden (Abb. 1, 2, 3).

Bei 12–14 mm langen Embryonen wächst jederseits von der Stelle, an der sich die Blasteme von Neuralbögen und Körper des Epistropheus vereinigt haben und von der die dichtere Blastemschicht der hypochordalen Spange des Epistropheus entspringt, ein Fortsatz nach medial und cranial aus, den wir Dentalfortsatz nennen. Die beidseitigen Dentalfortsätze streben einander, schon bei 13 mm langen Embryonen knorplig geworden, gerade ventral von der Chorda dorsalis entgegen, wo ihre nach cranial und medial convexen Enden zuerst durch ein dichteres Zellgewebe verbunden werden, das sich aber sehr schnell ebenfalls in Knorpel umwandelt (Abb. 4, 5). Nur an den cranialsten Enden der Dentalfortsätze erfolgt die Vereinigung nicht so schnell, so daß die Zahnspitze noch

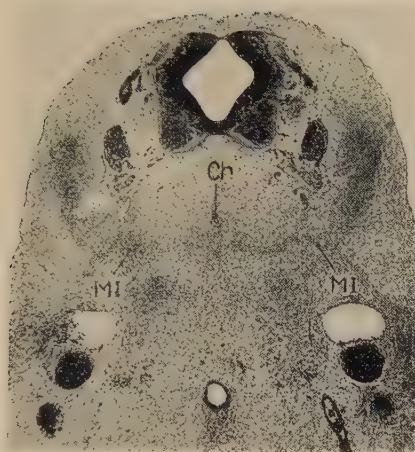


Abb. 1

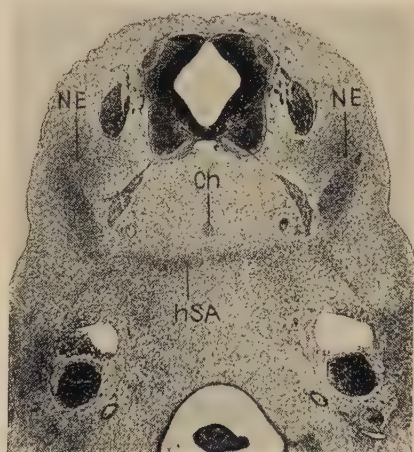


Abb. 2

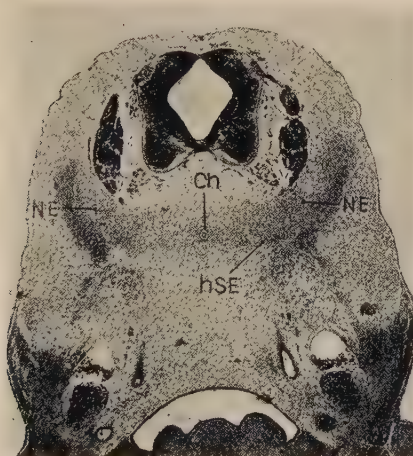


Abb. 3

Abb. 1—3. Embryo Egli 51, 9 mm SSL, quer, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26

Abb. 1. Schnitt 11/1/1. Man erkennt deutlich die Blasteme der beiden Massae laterales (MI) und die Chorda dorsalis (Ch), die keine Beziehungen zu den Massae laterales aufweist

Abb. 2. Schnitt 11/4/2. Auch die hypochordale Spange des Atlas (hSA) zeigt keinen Zusammenhang mit der Chorda dorsalis (Ch). Dorsal vom Myotom liegen die Anlagen der Neuralbögen des Epistropheus (NE)

Abb. 3. Schnitt 11/10/2. Die Neuralbögen (NE) und der Körper des Epistropheus bilden ein einheitliches Blastem. Die Chorda dorsalis (Ch) ist ventral im Körperblastem zu sehen. Ihr liegt ventral eine etwas dichtere Blastemschicht an, die hypochordale Spange des Epistropheus (hSE)

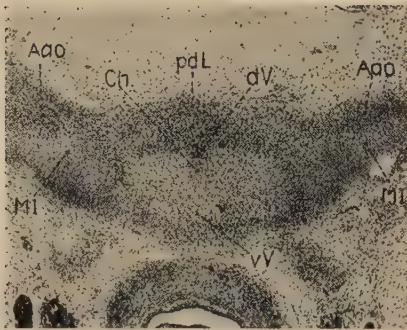


Abb. 4

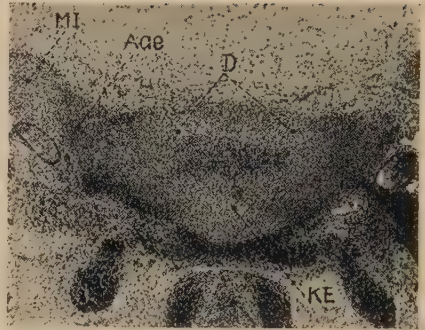


Abb. 5

Abb. 4 und 5. Embryo Riechen 18. 6. 38, 13 mm SSL, frontal, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26.

Abb. 4. Schnitt 55/3/1. Die Dentalfortsätze beginnen sich in der Medianebene zur Zahnanlage zu vereinigen, was durch die ventral von der Chorda dorsalis (Ch) gelegene dichtere Zellschicht, die noch nicht soviel Interzellulärsubstanz besitzt, wie die Dentalfortsätze, gekennzeichnet wird. Die Zahnanlage weist eine ventrale und dorsale Verschmelzungsrinne auf (vV; dV). In der Dorsalen liegt die Chorda dorsalis (Ch). Der nun schon knorpelige Zahn ist von den ebenfalls knorpeligen Massae laterales (MI) durch ein lockeres Gewebe getrennt. Die Anlagen der Articuli atlantooccipitales (Aao) fallen durch ihren Zellreichtum auf. Dorsal vom Zahn zeigt sich die beginnende Verdichtung des Gewebes zur Anlage des primitiven dorsalen Längsbandes der Wirbel (pdL)

Abb. 5. Schnitt 51/1/2. Das dichtere Blastem zwischen den Dentalfortsätzen (D) und dem Körper des Epistropheus (KE) hebt sich deutlich ab. Es steht median in Zusammenhang mit dem dichteren Zellgewebe zwischen den sich vereinigenden Dentalfortsätzen (D). Zwischen den Massae laterales atlantis (MI) und der Vereinigungsstelle von Dentalfortsätzen und Körper des Epistropheus (KE) mit seinen Neuralbögen beginnt sich das Gewebe zur Anlage des Articulatus atlantoepistropheus lateralis (Aae) zu verdichten

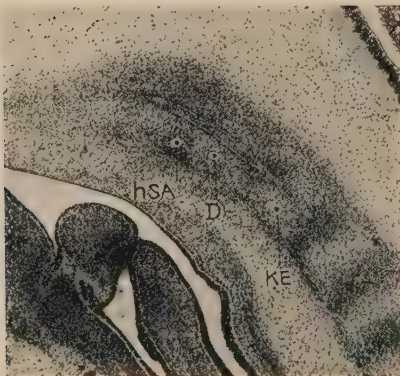


Abb. 6. Embryo Schäublin 1945, 14 mm SSL, sagittal, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 62/1/2. Die Chorda dorsalis ist von ihrem Austritt aus dem Occipitale bis zur primitiven Zwischenwirbelscheibe zwischen Epistropheuskörper (KE) und 3. Halswirbel vom Schnitt getroffen. Das dichtere Blastem zwischen Dentalfortsätzen (D) und Epistropheuskörper (KE) täuscht eine primitive Zwischenwirbelscheibe vor. Die hypochochordale Spange des Atlas (hSA) fällt durch ihre dicht gelagerten Zellen auf

bis zu Embryonen von 27 mm SSL zweigeteilt sein kann (vgl. Abb. 8, 11). Durch die Vereinigung der beiden Dentalfortsätze entsteht je eine dorsale und ventrale longitudinale Verschmelzungsrinne (Abb. 4). In der dorsalen deutlicheren Rinne verläuft die Chorda dorsalis (Abb. 4; vgl. auch Abb. 6). Die Knorpelbildung

in den Dentalfortsätzen ist jeweils nicht ganz so weit fortgeschritten, wie in den Anlagen der Neuralbögen und des Körpers vom Epistropheus (Abb. 5, 9). Beim weiteren Auswachsen, das besonders nach cranial erfolgt, umgreifen die Dentalfortsätze die Chorda dorsalis auch dorsalwärts, so daß diese an der Zahnspitze zentral, ja sogar ventral in der Zahnanlage liegt (Abb. 7, 8, 10).



Abb. 7

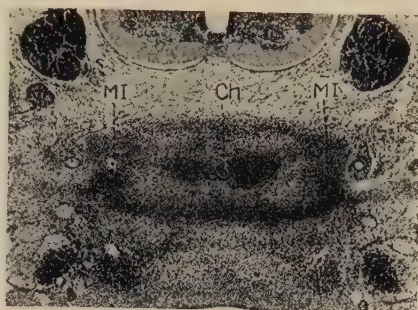


Abb. 8

Abb. 7 und 8. Embryo 14 mm SSL, quer, 8 μ , Hämalaun-Benzopurpurin. Vergr. 1:26

Abb. 7. Schnitt 20/7/2. Die Chorda dorsalis (Ch) liegt dorsal in der Zahnanlage (D), die ihrerseits auf beiden Seiten in die Neuralbögen des Epistropheus (NE) übergeht. Von der hypochochordalen Spange des Atlas (hSA) ist der Zahn durch lockeres Gewebe getrennt

Abb. 8. Schnitt 20/3/2. Die Zahnspitze ist noch zweigeteilt. Die Chorda dorsalis (Ch) verläuft zentral in der Zahnspitze. Von den Massae laterales atlantis (MI) ist der Zahn durch lockeres Bindegewebe getrennt

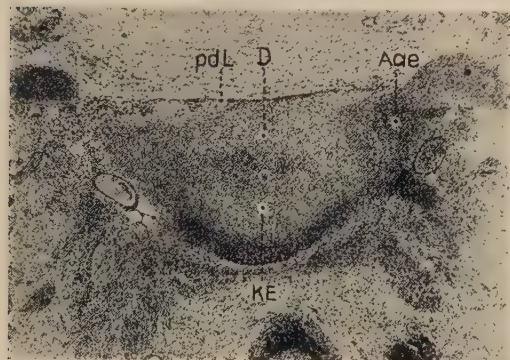


Abb. 9. Embryo M. J. Sp. 46, 17 mm SSL, frontal, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 50/2. Das Blastem zwischen Zahn (D) und Epistropheuskörper (KE) ist gegenüber früheren Stadien etwas aufgelockert. Dorsal vom Zahn (D) findet sich eine Zellschicht, die wegen ihrer dunkel gefärbten Interzellulärsubstanz als dunkler Strich imponiert. Es ist die Anlage des primitiven dorsalen Längsbandes der Wirbel (pdL). Auf der rechten Seite ist die Anlage des Articulatus atlantoepistropheus lateralis (Aae) sichtbar

Auf der cranialen Fläche des Epistropheus, seitlich von den paarigen Wurzeln der Dentalfortsätze, cranial von der medio-caudalen Seite der sich vereinigenden Fortsätze begrenzt, findet sich ein zellreiches dichtes Blastemgewebe, das mit dem dichten Zellager zusammenhängt, das die Dentalfortsätze median und ventral von der Chorda dorsalis vereinigt (Abb. 5). Sobald das Letztere



Abb. 10

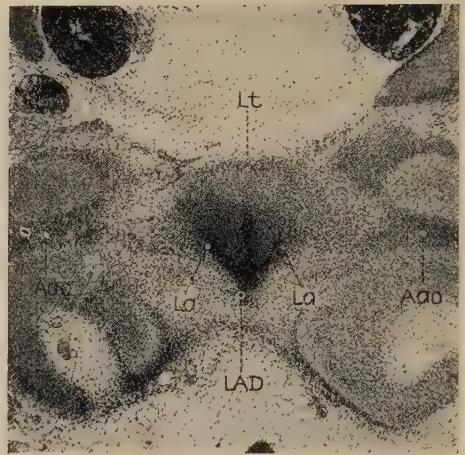


Abb. 11

Abb. 10. Embryo Da 1928, 19 mm SSL, sagittal, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 98/3/1. Die Chorda dorsalis liegt von der Zahnschneide bis zur Zwischenwirbelscheibe zwischen 3. und 4. Halswirbel im Schnitt. Das primitive dorsale Längsband der Wirbel mit seiner ventralen Verdickung über der Zahnschneide zeichnet sich durch seinen Zellreichtum und die spärliche, aber kräftig gefärbte Interzellularsubstanz deutlich ab. Das Blastem zwischen den Dentalfortsätzen (D) und dem Epistropheuskörper (KE) täuscht eine primitive Zwischenwirbelscheibe vor. Die hypochordale Spange des Atlas (hSA) ist deutlich erkennbar

Abb. 11. Embryo Selh. 45, 20 mm SSL, quer, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 50/4/1. Man erkennt deutlich, daß sich in der ventralen Verdickung des primitiven dorsalen Längsbandes der Wirbel einzelne Partien zu verdichten beginnen. Die Wurzel des Ligamentum apicis dentis (LAD) und die Basis der Ligamenta alaria (La) bilden eine Anker-ähnliche Figur. Dorsal hebt sich das Ligamentum transversum atlantis (Lt) deutlich ab. Die Anlagen der Ligamenta alaria (La) hängen seitlich mit den Blastemen der Articulii atlantooccipitales (Aao) zusammen

in Knorpel umgewandelt worden ist, gleicht dies zwischen Epistropheuskörper und Dentalfortsätzen gelegene dichte Zellgewebe einer in dorso-ventraler Richtung länglichen viereckigen Platte, deren Seitenränder durch die paarigen Wurzeln der Dentalfortsätze von lateral her eingedellt werden (Abb. 9, 10). Auf medianen und paramedianen Sagittalschnitten täuscht diese Platte eine primitive Intervertebralscheibe vor (vgl. die Abb. 5 und 9 mit den Abb. 6 und 10). Sie kann aber nicht als eine solche verstanden werden, da sie sich ja lateralwärts nur bis an die Basen der Dentalfortsätze erstreckt und zu keiner Zeit eine vollständige Trennung der Zahnanlage vom Epistropheus bewirkt.

Von den nun auch knorpeligen Anlagen der Massae laterales und der noch blastematösen hypochordalen Spange des Atlas sind die Dentalfortsätze durch lockeres Mesenchym getrennt, das einige Blutgefäße enthält (Abb. 7, 8; vgl. auch Abb. 11, 12).

Bei Embryonen von 17—19 mm SSL sind die Verschmelzungsrinnen der Dentalfortsätze etwas flacher geworden (Abb. 9). Das dichte zwischen Epistropheuskörper und Dentalfortsätzen gelegene Zellgewebe zeigt bei 20 mm langen Embryonen einen etwas lockereren Bau, als die primitiven Zwischenwirbelscheiben (vgl. Abb. 12 mit Abb. 13). Direkt um die Chorda dorsalis sind nicht ein oder zwei Zellagen von typischem Hyalinknorpel vorhanden, wie in den primitiven Zwischenwirbelscheiben dieses Stadiums, sondern die Zellen haben sich abgerundet und zwischen ihnen findet sich ein wenig, noch schwach gefärbte Interzellulärsubstanz (Abb. 13, 14; vgl. auch Prader 1947). Die Zahnanlage ist bei

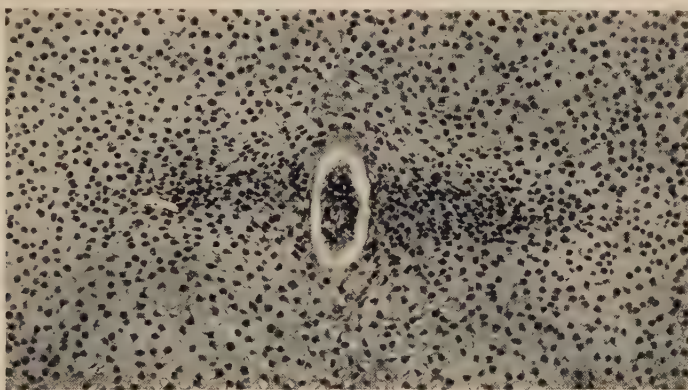


Abb. 12 und 13. Gleicher Embryo wie Abb. 11. Vergr. 1:150

Abb. 12. Schnitt 55/2/1. Das Blastem zwischen Dentalfortsätzen und Epistropheuskörper zeigt eine gleichmäßige Umwandlung in hyalinen Knorpel, kenntlich an der Abrundung der Zellen und der Einlagerung von leicht bläulich gefärbter Interzellulärsubstanz



Abb. 13. Schnitt 57/5/1. Die Zwischenwirbelscheibe zwischen Epistropheus und 3. Halswirbel zeigt den für alle Zwischenwirbelscheiben typischen Bau: Um die Chorda dorsalis sind hyalinknorpelige Zellen vorhanden, während in den von der Chorda entfernten Partien das typische dichte Zellager ohne Interzellulärsubstanz erhalten bleibt

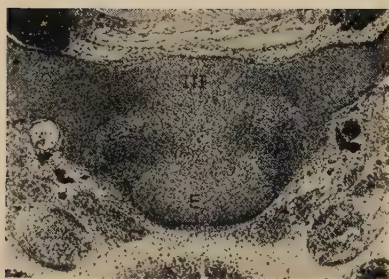


Abb. 14

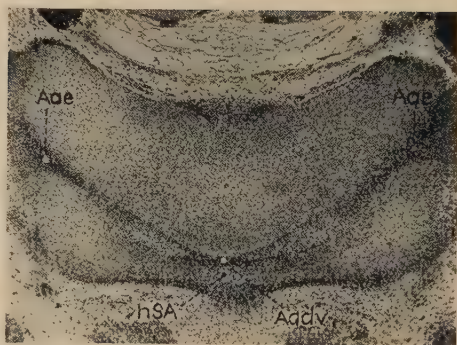


Abb. 15

Abb. 14 und 15. Embryo Egli 1948, 23 mm SSL, quer, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26

Abb. 14. Schnitt 143/1/2. Der Hyalinknorpel in der Zwischenwirbelscheibe zwischen Epistropheus (E) und 3. Halswirbel (III) um die Chorda dorsalis hat sich verbreitert. Die von der Chorda entfernten Partien zeigen, wie auch bei allen folgenden Stadien, das typische dichte Zellager, aus dem sich die straffen kollagenen Anteile der Zwischenwirbelscheibe entwickeln werden

Abb. 15. Schnitt 133/2/1. Das zwischen Dentalfortsätzen und Epistropheuskörper gelegene Blastem hat sich vollkommen in hyalinen Knorpel umgewandelt, wodurch die Anlage des Epistropheus nun einheitlich aus Knorpel besteht. Median zwischen Dens epistrophei und der hypochordalen Spange des Atlas (hSA), die nun auch knorpelig geworden ist, beginnt sich das bis dahin lockere Gewebe zur Anlage des Articulat atlantodentalis ventralis (Aadv) zu verdichten. Seitlich im Bild sind die dichten Blasteme der Articuli atlantoepistrophici laterales (Aae) zu sehen

20 mm langen Embryonen einheitlich geworden, d. h. die Verschmelzungsrinnen haben sich ausgeglichen. Nur die Zahnschmelzspitze ist noch zweigeteilt. Bei 23 mm langen Embryonen haben sich die Zellen des zwischen Epistropheuskörper und Dentalfortsätzen gelegenen Blastems in typische hyaline Knorpelzellen umgewandelt (Abb. 15), so daß die Dentalfortsätze nun auch zentral knorpelig mit dem Epistropheuskörper verbunden sind. Damit besitzt der knorpelige Epistropheus eine Form, die der späteren knöchernen schon weitgehend ähnelt (vgl. auch Levi 1900).

Einmal, beim Embryo 18. 6. 1938 von 23 mm SSL, haben wir cranial von der Zahnanlage median eine Blastemerbse gefunden, deren zentrale Zellen schon typische hyaline Knorpelzellen sind. Es dürfte sich um die selbständige unpaare Anlage einer Zahnschmelzspitze handeln, die auch selbständig verknöchern kann (Jäger 1858).

Die Entwicklung der Juncturen des Zahnes

Bei 17—19 mm langen Embryonen zeichnet sich an der dorsalen Fläche der Wirbelkörper eine dunklere, ziemlich scharf begrenzte Linie ab, die aus langgestreckten Zellen mit etwas Interzellularsubstanz besteht (Abb. 9). Wie sich aus Sagittalschnitten ergibt,

erstreckt sich dieses leicht dunklere Blastem vom hinteren Rand der Pars basialis ossis occipitalis über den Zahn hinweg auf die Dorsalfläche sämtlicher Wirbelkörper (Abb. 10). Zwischen Occipitale und Zahnspitze ist dieses blastematöse Band nach ventral gegen die hypochordale Spange des Atlas erheblich verdickt (Abb. 10). Wir wollen es primitives dorsales Längsband der Wirbelkörper nennen.

Bei 20 mm langen Embryonen erkennt man, daß die ventrale Verdickung des primitiven dorsalen Längsbandes einesteils mit der Zahnspitze, andernteils mit den Blastemen der Articuli atlantooccipitales sowie mit der dichteren Zellschicht um die Chorda dorsalis in deren Verlaufsstrecke zwischen Zahnspitze und Occipitale, also der Anlage des Ligamentum apicis dentis, in Verbindung steht (Abb. 11). Bei Embryonen von 22 mm SSL haben sich in dieser ventralen Verdickung die Anlagen der Ligamenta transversum atlantis und alaria differenziert (Abb. 16). Die Letzteren stehen nicht nur mit den Condyli ossis occipitalis in Verbindung, sondern auch mit den Anlagen der Articuli atlantooccipitales und den Massae laterales (Abb. 16, 17), ein Verhalten, das sie auch in ihrer definitiven Ausgestaltung beibehalten (Ludwig 1952).

Bei 23 mm langen Embryonen beginnt sich das lockere Gewebe zwischen der nun knorpligen hypochordalen Spange des Atlas und der Zahnvorderfläche median zu verdichten, d. h. die Anlage des Articulatus atlantodentalis ventralis wird gebildet (Abb. 15). Zugleich mit dem Auftreten der Gelenkspalten in den Articuli atlantoepistropheici laterales und atlantooccipitales bei 28 mm langen Embryonen verdichtet sich das median zwischen Zahn und Ligamentum transversum atlantis gelegene lockere Zellgewebe zur Anlage des Articulatus atlantodentalis dorsalis (Abb. 18). Die Spalte dieses Gelenkes ist bei 38 mm langen Embryonen einheitlich, während im Blastem des Articulatus atlantodentalis ventralis erst einige Lücken zu sehen sind (Abb. 19). Bei dem größten von uns untersuchten Embryo ist auch diese Gelenkspalte ausgebildet (Abb. 20).

Fassen wir unsere Befunde zusammen: Der Dens epistrophei entwickelt sich als echter Teil des Epistropheus und zeigt auf keiner Entwicklungsstufe einen Zusammenhang mit dem Atlas. Der Atlas des Menschen besitzt keinen Wirbelkörper, auch findet sich in den von uns untersuchten Embryonen kein Blastem, das als Homologon eines Atlaskörpers angesprochen werden könnte.

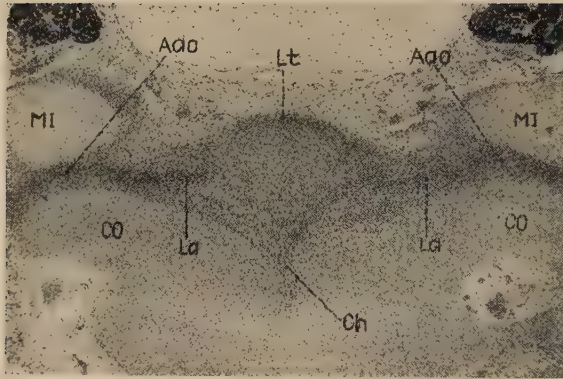


Abb. 16. Embryo M. J. Sp. 44, 22 mm SSL, quer, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 110/2/2. Dorsal der nun unpaaren Zahnschneide zeigt sich die Anlage des Ligamentum transversum atlantis (Lt) deutlich ab. Seitlich der Zahnanlage findet sich die Verdichtung des Ligamentum alare (La), die zum Condylus ossis occipitalis (CO), der Anlage des Articulus atlantooccipitalis (Aao) und der Massa lateralis atlantis (MI) zieht. Ventral vom Zahn ist die Chorda dorsalis (Ch) zu erkennen, um die sich eine dichtere Gewebsansammlung findet, die Anlage des Ligamentum apicis dentis. Die Anlagen aller drei Bänder hängen noch deutlich untereinander zusammen

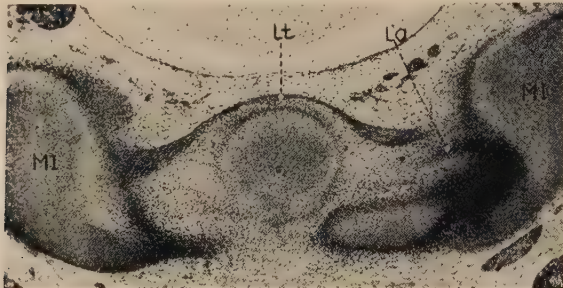


Abb. 17. Embryo 1948, 27 mm SSL, quer, 8 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 131/2/2. Das Ligamentum transversum atlantis (Lt) hat schon weitgehend seine definitive Form erreicht. Das Ligamentum alare (La) setzt mit seinem caudalsten Zipfel, der gerade noch im Schnitt getroffen ist, an der Massa lateralis atlantis (MI) an. Die Chorda dorsalis liegt ventral im Zahn

Das Blastem, das sich zwischen den Dentalfortsätzen und dem Epistropheuskörper findet, wandelt sich als Ganzes in hyalinen Knorpel um, womit der Epistropheus einheitlich aus Knorpel besteht. Durch dieses Verhalten unterscheidet es sich von den eigentlichen primitiven Zwischenwirbelscheiben. Die Ligamenta transversum atlantis, alaria und apicis dentis entwickeln sich aus einer ventralen Verdickung desjenigen Blastems, das vom Occipitale über die Zahnschneide den dorsalen Flächen der Wirbelkörper entlang caudalwärts zieht, und aus dem sich auch das Ligamentum longitudinale commune dorsale und die Membrana tectoria diffe-

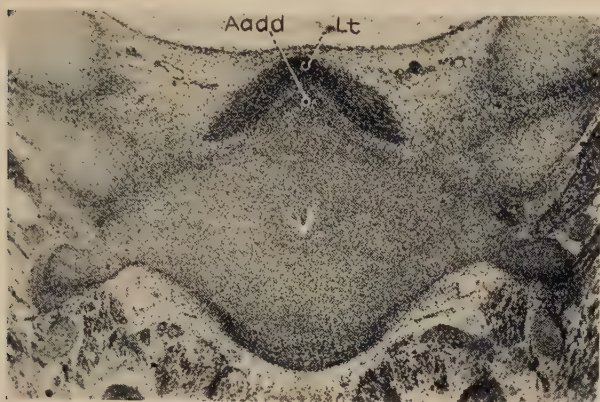


Abb. 18

Abb. 18. Embryo Egli 50, 28 mm SSL, frontal, 7 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 86/1. Die Epistropheusanlage ist einheitlich. Zwischen dem Ligamentum transversum atlantis (Lt) und dem Zahn findet sich median eine Gewebsverdichtung, die Anlage des Articulatus atlantodentalis dorsalis (Aadd)

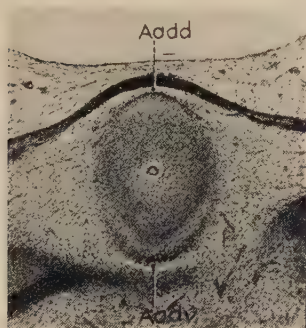


Abb. 19

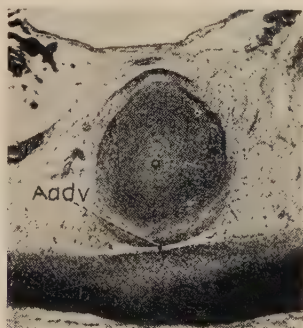


Abb. 20

Abb. 19. Embryo 2. 6. 51, 38 mm SSL, quer, 6 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 324/3. Die Gelenkspalte des Articulatus atlantodentalis dorsalis (Aadd) ist fertig ausgebildet; im Blastem des Articulatus atlantodentalis ventralis (Aadv) finden sich einige Lücken

Abb. 20. Embryo 15. 12. 49, 47 mm SSL, quer, 8 μ , Azan. Vergr. 1:26. Schnitt 540/2. Die Gelenkspalte des Articulatus atlantodentalis ventralis (Aadv) ist einheitlich

renzieren. Die Blasteme der Articulatus atlantodentalis ventralis und dorsalis werden erst nach denjenigen der Articulatus atlantoepistrophei laterales und atlantooccipitales angelegt. Ebenso bilden sich die Gelenkspalten später als in jenen.

Die Facies articularis lateralis epistrophei wird nicht vom Atlas-körper (Frobie 1886, Macalister 1894, Disse 1896) oder teils von diesem, teils vom Epistropheuskörper (Virchow 1914, Hayek 1927) gebildet, sondern nur vom Epistropheus allein, wie dies

schon J ä g e r (1858) und M ä n n e r (1899) beschrieben haben. Das Ligamentum transversum atlantis ist eine Bildung aus dem Blastem des primitiven dorsalen Längsbandes der Wirbel und kein Rudiment einer zwischen Atlas und Epistropheus oder einer zwischen Occipitale und Atlas gelegenen Zwischenwirbelscheibe (A l b r e c h t 1879). Ebenso wenig ist es ein Bestandteil des Atlaskörpers (H a s s e 1873). Auch das Ligamentum alare weist keine Beziehungen zu einer Intervertebralscheibe auf, wie dies H a s s e (1873) glaubte annehmen zu müssen. Es ist ebenfalls kein Bestandteil eines ehemaligen Atlaskörpers (C h i a r u g i 1890). Das Ligamentum apicis dentis entwickelt sich aus dem gleichen Blastemlager, aus dem der ganze Bandapparat des Zahnes hervorgeht, darf also keiner Zwischenwirbelscheibe homolog gesetzt werden (H a s s e 1873).

Unsere Befunde ermöglichen die zwanglose Erklärung von sämtlichen bis heute beschriebenen Mißbildungen des Dens epistrophei, wobei es sich meistens um Hemmungsmißbildungen handelt, wie eine gespaltene Zahnspitze oder alle Grade von Verkürzungen des Zahnes bis zu seinem vollständigen Fehlen (vgl. die Zusammenstellungen bei: M a c a l i s t e r 1894, G r i m m e 1904, L e D o u b l e 1912, S i c k 1923, T r a m o n t a n o - G u e r r i t o r e 1927, C o s s u 1950). Ein vom Epistropheus irgendwie getrennter oder ein mit dem Atlas verbundener Zahn ist nie beschrieben worden.

Ergebnisse der Untersuchungen

Der Dens epistrophei entwickelt sich beim Menschen nicht aus dem Atlaskörper, der gar nicht angelegt wird, sondern in Gestalt paariger Fortsätze (Dentalfortsätze) des Epistropheus. Diese gehen von der Stelle aus, wo sich Neuralbögen und Körper dieses Wirbels vereinigen und verschmelzen nach kurzer Zeit. Zwischen der cranialen Fläche des Epistropheuskörpers und der medio-caudalen Seite der Dentalfortsätze findet sich ein dichtes Blastem, dessen Zellen sich alle gleichzeitig in Knorpel umwandeln, womit der Epistropheus einheitlich wird und seiner späteren knöchernen Form weitgehend gleicht. Dieses Blastem weicht also vom typischen Verhalten einer primitiven Intervertebralscheibe ab. Die am Dens epistrophei entspringenden Bänder (Ligamenta alaria und apicis dentis) sowie das Ligamentum transversum atlantis gehen aus dem gleichen Blastemlager hervor, aus dem sich auch die Membrana tectoria und das Ligamentum longitudinale commune dorsale entwickeln.

Die Frühentwicklung des Dens epistrophei und seiner Bänder beim Menschen

Zusammenfassung

Der Dens epistrophei entwickelt sich beim Menschen nicht aus dem Atlaskörper, der gar nicht angelegt wird, sondern in Gestalt paariger Fortsätze des Epistropheus. Die am Dens entspringenden Bänder und das Ligamentum transversum atlantis entwickeln sich aus dem gleichen Blastem wie die Membrana tectoria.

Раннее развитие зуба эпистрофея и его связок у челвека

Краткое содержание

Зуб эпистрофея развивается у человека не из тела атланта, зачатки которого пока еще не закладываются, а в виде парных отростков эпистрофея. Закрепленные к зубу связки и поперечная связка атланта развиваются из тех же бластов как и покрывающая мембрана.

The early development of the odontoid process of the epistropheus and its ligaments in man

Summary

The odontoid process of the epistropheus of man develops not out of the atlas body which does not exist even as a germ, but in the form of processes of the epistropheus arranged in pairs. The ligaments proceeding from the odontoid process of the epistropheus and the transverse ligament of the atlas develop out of the same blastema as the tectorial membrane of the neck.

Le développement précoce de l'apophyse odontoïde et de ses ligaments chez l'homme

Résumé

L'apophyse odontoïde de l'homme se développe, non pas à partir du corps atlantique, qui ne s'ébauche point du tout, mais sous forme de prolongements de l'axis disposés par paires. Les ligaments partant de l'apophyse odontoïde et le ligament transverse de l'atlas se développent à partir du même blastème que le ligament occipito-axoïdien moyen.

Schrifttum

Albrecht, P.: Zool. Anz. 2 (1879) 12, 161, 419, 443. — Bardeen, C. R.: Amer. J. Anat. 8 (1908) 181; in Keibel-Mall's Hdb. d. EntwGesch. d. Menschen, Bd. 1, Leipzig (1910) p. 296. — Bergmann, C.: Göttinger Studien, 1. Abt. (1845) p. 191. — Brandt, W.: Lehrbuch d. Embryologie, Basel (1949). — Broman, J.: Normale u. abnorme Entw. d. Menschen, Wiesbaden (1911). — Bystrow, A.: Z. Anat. EntwGesch. 95 (1931) 210.

— Chiarugi, G.: *Monit. zool. ital.* 1 (1890) 226; *Istituzioni di anatomia dell'uomo*, Vol. 1., 4^a ed., Milano (1936). — Clara, M.: *EntwGesch. d. Menschen*, 4. Aufl., Heidelberg (1949). — Corning, H. K.: *Lehrbuch d. EntwGesch. d. Menschen*, 2. Aufl., München (1925). — Cossu, D.: *Rass. med. Sarda* (1950) p. 1. — Cuvier, G.: *Recherches sur les ossements fossiles*, Vol. 5/II, nouvelle éd., Paris (1824). — Dawes, B.: *Philos. Trans. B* 218 (1930) 115. — Disse, J.: in v. Bardeleben's *Hdb. d. Anat. d. Menschen*, Bd. I/1, Jena (1896). — Fischel, A.: *Lehrbuch d. Entw. d. Menschen*, Wien und Berlin (1929). — Froriep, A.: *Arch. Anat. Physiol., anat. Abt.* (1883) p. 177; (1886) p. 69. — Gladstone, R. J. and W. Erichsen-Powell: *J. Anat., Lond.* 49 (1915) 190. — Glaesmer, E.: *Anat. Anz.* 36 (1910) 129. — Grimme, H.: *Anomalien d. Halswirbelsäule nach d. in d. anat. Inst. in Göttingen gesammelten Präparaten*, med. Diss. Göttingen (1904). — Hagen, W.: *Arch. Anat. Physiol., anat. Abt.* (1900) p. 1. — Harrower, G.: *J. Anat., Lond.* 57 (1922/23) 178. — Hasse, C.: in *Hasse's anat. Studien*, Bd. 1, Leipzig (1873) p. 542. — Hayek, H.: *S.B. Akad. Wiss. Wien* III/130/131 (1923) 25; *Morph. Jb.* 58 (1927) 269. — Heidsieck, E.: *Z. Anat EntwGesch.* 76 (1925) 284; *Anat. Anz.* 72 (1931) 113. — Hertwig, O.: *Lehrbuch d. EntwGesch. d. Menschen u. d. Wirbeltiere*, 9 Aufl., Jena (1910). — Jäger, G.: *S.B. Akad. Wiss. Wien* 33 (1858) 527. — Koelliker, A.: *EntwGesch. d. Menschen u. d. höhern Thiere*, 2. Aufl., Leipzig (1879). — Le Double, A.-F.: *Traité des variations de la colonne vertébrale de l'homme*, Paris (1912). — Levi, G.: *Arch. mikr. Anat.* 55 (1900) 341. — Ludwig, K. S.: *Z. Anat. EntwGesch.* 116 (1952) 442. — Macalister, A.: *J. Anat., Lond.* 27 (1893) 519; 28 (1894) 257. — Männer, H.: *Z. wiss. Zool.* 66 (1899) 43. — Müller, J.: *Abh. preuß. Akad. Wiss.* (1834) p. 65. — Piiper, J.: *Philos. Trans. B* 216 (1928) 285. — Planteau, H.: *Développement de la colonne vertébrale*, Thèse de Paris (1883). — Prader, A.: *Acta anat.* 3 (1947) 115. — Rathke, H.: *EntwGesch. d. Natter (Coluber Natrix)*, Königsberg (1839); *Über d. Entw. d. Schildkröten*, Braunschweig (1848); *Untersuchungen über d. Entw. u. d. Körperbau d. Krokodile*, Braunschweig (1866). — Remane, A.: in *Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch's Hdb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere*, Bd. 4, Berlin und Wien (1936). — Robin, C.: *J. Anat., Paris* 1 (1864) 274. — Schauinsland, H.: in *Hertwig's Hdb. d. vgl. u. exp. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere*, Bd. III/2, Jena (1906). — Schultze, C. A. S.: *Dtsch. Arch. Physiol.* 4 (1818) 329. — Sick C. C.: *Virchows Arch.* 246 (1923) 448. — Testut, L. et A. Latarjet: *Traité d'anat. humaine*, Vol. 1, 9^e éd., Paris (1948). — Tramontano-Guerritore, G.: *Atti Accad. Fisiocr. Siena* 2 (1927) 9. — Virchow, H.: *Arch. Anat. Physiol., anat. Abt.* (1914) p. 103; *Anat. Anz. Erg. H.* 54 (1921) 135. — Weber, M.: *Die Säugetiere*, Bd. 1, 2. Aufl., Jena (1927). — Weigner, K.: *Anat. H.* 45 (1912) 81. — Weiss, A.: *Z. wiss. Zool.* 69 (1901) 492. — Wirth, A.: *Zur Anat. u. EntwGesch. d. Atlas u. Epistropheus*, phil. Diss. Leipzig (1884).

Zum Redaktionswechsel

Das 2. Heft des 93. Bandes des ‚Morphologischen Jahrbuches‘ erscheint unter neuen Herausgebern.

Am 18. 2. 1953 ist Alfred Benninghoff verstorben, ein schwerer Verlust für die Anatomie. Das ‚Morphologische Jahrbuch‘ wurde durch den Tod Alfred Benninghoffs besonders hart betroffen, indem es seinen Herausgeber verlor, der nach dem Tode von Ernst Göppert die Zeitschrift übernommen hatte. Unter Benninghoffs Leitung sind 7 Bände erschienen, darunter auch ein Band, der dem Herausgeber zum 60. Geburtstag von seinen zahlreichen Schülern als Festgabe gewidmet ist. Die unter der Herausgabe Benninghoffs erschienenen Bände tragen den Stempel seiner starken wissenschaftlichen Persönlichkeit, und seine große geistige Ausstrahlungskraft findet ihren Niederschlag in der Ausrichtung und der Problemstellung zahlreicher Arbeiten, die diese Jahrgänge füllen. Das ‚Morphologische Jahrbuch‘ wird in einem Nachruf aus berufener Feder die Bedeutung Alfred Benninghoffs würdigen, aber Verlag und Herausgeber haben das Bedürfnis, bei der Übernahme der Zeitschrift aus seiner Hand Alfred Benninghoffs in Verehrung und Dankbarkeit zu gedenken.

Wir übernehmen den verpflichteten Auftrag der Weiterführung der traditionsreichen, verdienten Zeitschrift mit dem Vorsatz und Ziel, die von dem Begründer und den bisherigen Herausgebern eingehaltene Linie fortzusetzen, jeglicher ernsten Forschung auf dem Gesamtgebiet der Morphologie Raum zu geben und neuen wissenschaftlichen Erkenntnissen den Weg zur Bekanntgabe und Auswirkung zu öffnen.

DIE HERAUSGEBER

Prof. H. Becher
Münster/Westf.

Prof. G. Hertwig
Halle/Saale

DER VERLAG

Akademische Verlagsgesellschaft
Geest & Portig K.-G., Leipzig

GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

Die **Literaturhinweise** erfolgen ab sofort in vollständiger Form.
Es werden angegeben: Zuname des Verfassers, Vorname (abgekürzt), Titel des Buches, Auflage, Verlagsort, Verlag und
Erscheinungsjahr.

Bei **Zeitschriftenartikeln** werden genannt: Zuname des Verfassers, Vorname (abgekürzt), **vollständiger Titel der Arbeit**, Zeitschrift, Band, Jahreszahl in Klammern, Seitenzahl.



Banning 6//

Alfred Benninghoff †

Am 18. Februar 1953 entschlief nach schwerem Leiden der Direktor des Marburger anatomischen Institutes, der ordentliche Professor der Anatomie und Prorektor der Marburger Universität, Dr. med. Alfred Benninghoff im Alter von fast 63 Jahren. Ein Leben voller Dynamik hat an diesem Tage ein friedvolles Ende gefunden.

Alfred Benninghoff wurde am 21. Mai 1890 in Spellen am Niederrhein als Sohn des Gutsbesitzers B. Benninghoff geboren. In Cleve verlebte er eine sorglose Kindheit, bezog später in Darmstadt das Realgymnasium, wo er die Reifeprüfung ablegte. Danach ließ er sich in Heidelberg als Student der Medizin immatrikulieren. Er ist mit Ausnahme eines klinischen Semesters, das er in München verbrachte, seiner alma mater Heidelbergensis, an der er sehr hing, bis zur Beendigung des Studiums treu geblieben. Er hat in Heidelberg das Physikum abgelegt und bestand 1914 dort das Staatsexamen. In den Heidelberger Jahren hat er eine sorglose, schöne Studentenzeit verbracht, von der er in humorvoller Weise oft berichtete. Er hat aber in den gleichen Jahren durch seine akademischen Lehrer Eindrücke empfangen, die richtunggebend für sein Denken und seine Laufbahn wurden. In diesem Zusammenhang ist auch seine Zugehörigkeit zum „Naturwissenschaftlichen Verein“ zu nennen. Sein späterer Lehrer, Ernst Göppert, der ebenfalls Mitglied dieser Vereinigung war, hat ihn zu den offenbar sehr wertvollen Vortragsabenden eingeladen und ihm Einblicke in naturwissenschaftliche Fragen vermittelt, die ihn anregten und seinen Gesichtskreis erweiterten. Zu den Mitgliedern dieser Vereinigung gehörte auch Hans Spemann, der mit Göppert persönlich eng verbunden war. In dieser Zeit wurzelt auch sein besonderes Interesse für Probleme der Psychologie. Die Beschäftigung mit der Psychologie, die er bis in seine letzten Jahre betrieb, ist eng verknüpft mit der Eigenart seines biologischen Denkens.

Er nahm nach freiwilliger Meldung am 1. Weltkrieg von 1914 bis 1918 als Arzt teil. Wir wissen, daß er vor allem in den letzten Kriegsjahren sich wieder mit psychologischer Literatur auseinandergesetzt hat, deren Lektüre seine Mußstunden ausfüllte. Nach seiner Entlassung promovierte er am 14. Juli 1919 in Heidelberg zum Dr. med. mit einer Dissertation, deren Thema noch nichts von seiner späteren Arbeitsrichtung erkennen läßt. Es lautet: „Über relative Inkontinentia urinae beim Weibe und ihre Behandlung mit Blasen- und Harnröhrenraffung.“

Die Bindung an E. Göppert, die in Heidelberg entstanden war, wurde nun auch in beruflicher Hinsicht durch Übernahme einer Assistentenstelle am Anatomischen Institut Frankfurt, das unter Leitung Göpperts stand, erweitert. Göppert hatte die ihm 1914 übertragene Leitung des Institutes erst nach seiner Rückkehr aus dem Felde im Jahre 1917 übernommen. 1918 habilitierte sich Günther Hertwig bei ihm, im Mai 1919 trat Benninghoff als Assistent in das Institut ein. Schon im Herbst 1919 folgte Göppert einem Ruf auf das Ordinariat nach Marburg. Er nahm seinen Assistenten Benninghoff mit und übertrug ihm die 2. Prosektur am Marburger Institut. Otto Veit war zu dieser Zeit 1. Prosektor und Abteilungsvorsteher am gleichen Institut. Benninghoff hat oft in dankbarer Erinnerung von dieser Zeit harmonischer Zusammenarbeit gesprochen, in der sich die ersten Linien seiner Arbeitsrichtung abzuzeichnen beginnen. Er habilitierte sich in Marburg 1921.

In diesen und den folgenden Jahren bearbeitete er zwei Themen, die sich aus dem Arbeitsgebiet seines Lehrers E. Göppert ergaben: 1. die vergleichende Anatomie des Amphibienherzens in Verbindung mit der phylogenetischen Entwicklung des Reizleitungssystems. Durch die gründliche und umfassende Behandlung dieses Themas, die schon deutlich sein Interesse für die Beziehung zwischen Form und Funktion, dem Grundthema seiner ganzen Forschungsarbeit, erkennen läßt, legte er die Basis für seine spätere Bearbeitung der Kreislaufprobleme im weitesten Sinne, die ihn zu einem hervorragenden Kenner dieses Gebietes machten. Die Ergebnisse mühevoller Arbeit an diesem Thema, das von funktionellen Gesichtspunkten aus eine überaus anregende und fruchtbare Neugestaltung erfuhr, fanden ihren vorläufigen Niederschlag in seinen beiden bekannten Handbuch-

artikeln („Herz“ im Handb. der vergl. Anatomie und „Blutgefäße und Herz“ im Handb. d. mikrosk. Anatomie des Menschen). Seinen ersten öffentlichen Vortrag hielt er in Marburg in der „Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften“ über die ersten Ergebnisse seiner Herzuntersuchungen. 30 Jahre später hat er in der gleichen Gesellschaft in Marburg seinen letzten fachwissenschaftlichen Vortrag gehalten.

Gleichzeitig trat er durch die Veröffentlichung seiner Herzarbeiten im Morphologischen Jahrbuch in den Mitarbeiterkreis dieser Zeitschrift ein, deren Herausgabe E. Göppert übernommen hatte. Nach Göpperts Tod 1945 übernahm Benninghoff die wissenschaftliche Redaktion zusammen mit H. Stieve. Der Tod entriß beide Herausgeber des Morphologischen Jahrbuchs innerhalb eines halben Jahres ihrer Arbeit.

Das zweite Thema der Marburger Jahre hatte die Umformung der Bindegewebszellen zum Gegenstand. Göppert war auf dieses Problem bei seinen Amphibienarbeiten gestoßen, wobei ihn besonders die Entstehung der segmentkernigen Leucocyten interessierte. Er erkannte die große Bedeutung dieses Fragenkomplexes, der später durch die experimentellen Arbeiten v. Möllendorffs grundlegend bearbeitet wurde. Benninghoff analysierte in einer sorgfältigen histologischen Arbeit die mannigfaltigen Formen der Bindegewebszellkerne bei Amphibien. Er erkannte in den fixierten Formen Zustandsbilder eines funktionellen Geschehens, in dem die Zelltypen als Übergangsformen auftreten. In dem Bemühen, einen Sinn zu finden in der Vielgestaltigkeit der sich anbietenden Kernformen, versuchte er diese als Ausdruck einer reaktiven Oberflächenvergrößerung aufzufassen, die bis zur Kerndurchschnürung führen kann. In einer eigenen Arbeit behandelte er, auf seinen Befunden fußend, das Amitoseproblem. Er stellte den Begriff der „Reaktionsamitose“ auf. Er bezeichnet damit eine Form der Oberflächenvergrößerung des Zellkerns, die in Verbindung mit einer Reaktion der Zelle auf unspezifische Reize erfolgt. Diese Oberflächenvergrößerung erfolgt unter „Bildung zusammenhängender oder getrennter Teile“ (des Kernes). Befindet sich die Zelle in Teilungsbereitschaft, so resultiert eine — amitotische — Halbierung des Kernes.

30 Jahre später sprach Benninghoff in seinem letzten Vortrag wieder in Marburg über das Problem der Volumenzunahme

des Zellkerns als Ausdruck gesteigerter Funktion. Seine spätere Arbeit über die Formenreihe der glatten Muskulatur basiert auf den Erkenntnissen, die er am „Umformungsproblem“ der Bindegewebszellen gewonnen hatte und die den Anfang einer Formbetrachtung darstellt, die wie ein Leitmotiv sein wissenschaftliches Denken erfüllt: Die erfäßbare lebende Form zu verstehen als das Zustandsbild aus einem ewigen Lebensablauf, der in großen Dimensionen kaum erkennbar, sich nach den kleinen Dimensionen hin beschleunigt.

Neben diesen genannten Aufgaben mit ihrer Problematik erfüllte Benninghoff in dieser so fruchtbaren Marburger Zeit eine weitere Erkenntnis, die wohl den ersten Schritt in ein von ihm erschlossenes Neuland kennzeichnet. Er hatte gefunden, daß Strukturen, die er mit der Spaltlinienmethode an der Oberfläche entkalkter Skeletstücke festgestellt hatte, einer Gesetzmäßigkeit folgten, die nicht mehr aus der funktionellen Beanspruchung erklärt werden konnte, die „mehr als funktionell“ waren. Sie standen in Abhängigkeit von der äußeren Form des untersuchten Objekts, sie waren „systembezogen“. Die „Rahmenbedingungen“ wurden als das Richtende der Feinbauteile erkannt. Diese Erkenntnis führte über den Begriff der funktionellen Struktur weiter zum Begriff des funktionellen Systems. Die Lehre Roux's wurde damit nicht „überholt“ sondern in fruchtbarer Weise weitergeführt.

Benninghoff selbst bezeichnet diese erste Marburger Zeit als eine Periode intensivster Arbeit sowohl auf wissenschaftlichem als auch auf unterrichtlichem Gebiet. Die lähmende Auswirkung des Krieges wurde allmählich von einem beginnenden Aufschwung abgelöst, der den Einsatz aller Kräfte forderte. Neben der pflichtgetreuen Erfüllung der ihm gestellten Aufgaben aber war er ganz gefangen von seiner neuen Erkenntnis der Beziehungen zwischen Form und der hierarchischen Gliederung der Teile. Es war die gleiche Periode, in der Heidenhain seinen Begriff der Histosysteme zu entwickeln und auszubauen begann.

Benninghoff war als echter Wissenschaftler von seiner Idee besessen. In kennzeichnender und amüsanter Weise schilderte der damalige, als Marburger Original bekannte, Präparator Pfister Benninghoffs Arbeit: „Wenn man ihn suchte, fand man ihn über einen Haufen Knochen gebeugt und an denen

stichelte er Tag und Nacht mit einer Nadel herum. Er verpaßte oft den Vorlesungsbeginn, und nach der Vorlesung ging die Stichelei sofort weiter“. Aus dieser „Stichelei“ erwuchs die meisterhafte Arbeit über Form und Bau des Gelenkknorpels in ihren Beziehungen zur Funktion. Benninghoff bezeichnet selbst diese Veröffentlichung als seine beste Arbeit.

Benninghoff war kein trockener Stubengelehrter. Er suchte nach anstrengender Arbeit Entspannung und Erholung im Kreise anregender, fröhlicher Geselligkeit. So schlossen sich die jungen Assistenten damals zu einer Vereinigung zusammen, der sie den Namen „Propeller“ gaben. Benninghoff wurde Vorsitzender und hat diesen Kreis zu einem Freundeskreis geschlossen und vertieft. In diesem Kreis gedieh geistiger Austausch ebenso wie unbeschwerte Fröhlichkeit. Sie tagten im „Hannes“, einer alten Marburger Gaststätte. Als Benninghoff 1941, also nach 20 Jahren, das Marburger Institut übernahm, besuchte er wieder den „Hannes“ und fragte die alte Wirtin, ob sie ihn noch kenne. „Doch, ich kenne Sie noch“, sagte sie ihm, „ich habe gehört, Sie sind jetzt auch Professor geworden.“

1924 verließ Benninghoff Marburg und trennte sich von seinem Lehrer Göppert, der ihm den Weg zu seiner Laufbahn geebnet hatte und dem er bis zu seinem Tode treu verbunden blieb. Er ging nach Kiel. Am dortigen Institut, das unter der Leitung v. Möllendorffs stand, war er Prosektor und erhielt 1925 den Professortitel. Schon im Jahre 1927 wurde er als Nachfolger v. Möllendorffs, der einem Ruf nach Freiburg folgte, auf das Kieler Ordinariat berufen und zum Direktor des Kieler Institutes ernannt. In den 17 Jahren seiner Kieler Tätigkeit liegt der zweite und erfolgreichste Abschnitt seiner wissenschaftlichen Laufbahn. Benninghoff verstand es, das für seine Arbeitsrichtung Wertvolle aus der Tradition seines Institutes fruchtbringend zu entwickeln. Hier ergaben sich Verbindungen zu den Arbeiten des Grafen Spee, des Amtsvorgängers v. Möllendorffs am Kieler Institut, dessen ganzes Interesse dem Problem der Verschiebung der Ventilebene des Herzens galt. In gleicher Weise hatte Benninghoff bei seinen Arbeiten über das Amphibienherz dieses Problem aufgegriffen. Es wurde in fruchtbaren Diskussionen vertieft und durch neue Befunde Benninghoffs über die Muskelarchitektur des Herzens weiter fundiert. 10 Jahre später waren die „Standbilder“ der Ventilverschiebung,

die beide an fixierten Präparaten analysiert hatten, in einem von B. Nitzschke unter Benninghoffs Anregung und Leitung gedrehten Film „Gestaltwechsel des Herzens in der Funktion“ zu ihrem natürlichen Geschehensablauf vereinigt und dargestellt worden.

Andererseits ergaben sich Beziehungen zwischen den Bindegewebsstudien von Möllendorffs und Benninghoffs. Besonders fruchtbar erwies sich die von v. Möllendorff benützte „Mikro-Makromethode“, die den Bereich der „vernachlässigten Dimensionen“ erschließen half. Sie fand in verschiedenster Weise reichhaltige Anwendung bei allen Arbeiten, die Gefügeprobleme der lebenden Form zum Gegenstand hatten.

In den Jahren bis etwa 1931 hat Benninghoff seine nach ganz neuen Gesichtspunkten durchgeführten Untersuchungen der Kreislauforgane in intensiver Arbeit zu dem Kernstück seiner Forschung ausgestaltet. Seine meisterhafte Fähigkeit systemartige Zusammenhänge zu erkennen, deckte neue Beziehungen der Feinbauteile auf, aus denen sich neue Erkenntnisse über ihre funktionelle Bedeutung ergaben. Die bisherige Auffassung beispielsweise vom Bau der Arterienwand wurde durch die Erkennung eines elastisch-muskulösen Systems in ihr so ergänzt, daß sich neue „Systemeigenschaften“ daraus ableiten ließen. Die ursprünglich in seiner Knorpeluntersuchung erarbeiteten Prinzipien fanden hier fruchtbare Anwendung. Benninghoff ließ sich bei der Erhebung dieser neuen Befunde stets von der Form leiten, aus ihr leitete er Systeme verschiedener Ordnung ab; darin liegt der bleibende Wert seiner Arbeiten begründet. In seinen beiden oben schon erwähnten Handbuchartikeln über die Kreislauforgane hat er sich ein Denkmal seiner morphologischen Kreislaufforschung und seiner Denkungsart gesetzt. Er hat damit anregend und befruchtend gewirkt nicht zuletzt auf die klinischen Bereiche, wovon seine zahlreichen Einladungen zu Kreislaufkongressen Zeugnis ablegen. Er hat diese Arbeit an der Morphologie der Kreislauforgane bis kurz vor seinem Tode erfolgreich fortgesetzt.

Neben dieser Erforschung seines eigentlichen Spezialgebietes zeichnet sich gerade in diesen Kieler Jahren sein neuer Weg in der Durchdringung des Form-Funktion-Problems immer deutlicher ab. Bestimmte „Bau-eigentümlichkeiten“ werden als Bauprinzipien erkannt. Man kann das geradezu an der Erweiterung seiner Thematik ablesen. Vom Gelenkknorpel ausgehend läßt sich

das dort gefundene Abhängigkeitsprinzip des Teilchengefüges von der übergeordneten Form auf Bindegewebsysteme, auf Skeletstücke, auf muskulöse Organe, auf die Epidermis u. a. übertragen.

Diesen formabhängigen Bauprinzipien der Feinbauteile werden die verschiedensten Baumaterialien des Körpers in gleicher Weise untergeordnet. So ist der Fibrillenverlauf in den Hornröhrchen eines Pferdehufes weitgehend übereinstimmend festgestellt worden (Nickel) mit demjenigen einer röhrenförmigen Baueinheit des Knochens (Osteon). Oberflächenstrukturen zeigen das gleiche Bauprinzip gleichgültig, ob wir sie in bindegewebigen Organkapseln, in der Epidermis oder an der Oberfläche des Gelenkknorpels suchen. Die Bedeutung dieser Befunde in funktioneller Hinsicht aber ist allein aus dem Systembegriff verständlich. Denn die formabhängige Architektonik der Teile ist deshalb funktionell, weil das System — die Rahmenbedingungen — in dem sie sich befinden, nur wiederum ein Glied eines höheren durch eigene Leistungen gekennzeichneten Systems ist. So sind funktionelle Systeme zwar abgrenzbar aber stets Teilsysteme einer hierarchischen Gliederung, die weit über die Formindividualität „Mensch“ hinausgeht. Benninghoff sagt: „Die Form schwebt in den Bindungen, die sie nach innen und außen besitzt.“

Dieser neue Systembegriff durch den Benninghoff die Vorstellung von einem Nebeneinander der Teile in ihrem Angepaßtsein an die Funktion zu überwinden versuchte, war deshalb so anregend und fruchtbar, weil er das Suchen nach neuen Einheiten und Zusammenhängen forderte und weil sich daraus eine in seinem Sinne neue Definition für den Begriff „funktionell“ ergab. Funktionell ist eine Struktur nach seiner Erklärung dann, wenn sie der Erhaltung des Ganzen und sei es eines noch so kleinen Systems dient. Dieser Ganzheitsbegriff, den er an die lebende organische Form herantrug, ist in seinem Denken tief verankert. Hier erkennen wir die für ihn richtunggebende Anregung, die er aus seiner Beschäftigung mit der Psychologie, nämlich mit der Gestaltpsychologie, gewonnen hatte. Vor allem hat er sich mit den Schriften von Köhler intensiv auseinandergesetzt, die ihn an die eigentliche „Gestalttheorie“ Friedmanns heranführten. Der Inhalt des Begriffes „funktionelles System“ ist aufgebaut auf der Erkenntnis des Satzes den v. Ehrenfels in seiner Bedeutung wieder herausgestellt hat: „Das Ganze ist mehr als die Summe

seiner Teile“, der leider oft so oberflächlich angewendet, in seiner Überwindung des „Nebeneinanders“ der Teile, die Quintessenz der Gestalttheorie und der Systemlehre darstellt. In diesem Begriff des funktionellen Systems liegt letzten Endes ein Bekenntnis Benninghoffs zur Form, zur Gestalt, zu dem er aber erst in langer Auseinandersetzung mit anderen Theorien nicht zuletzt mit dem Vitalismus gelangte. Man kann in seiner Erfassung der biologischen Form eine weitgehende Übereinstimmung mit der Lehre v. Bertalanffy vor allem in der Überwindung des Vitalismus feststellen. Andererseits aber ist er gerade durch Bergson angeregt worden sich mit der Frage auseinanderzusetzen, die er selbst so formuliert hat: „Gibt es nur Bewegung und keine Formen?“ Er mußte folgerichtig zu einer Ablehnung Bergsons kommen, der allein den „*élan vital*“, die Bewegung als Wirklichkeit anerkannte und die Form als Unbewegtes verneinte. In dieser Auseinandersetzung wird der Zeitfaktor entscheidend in das Formproblem einbezogen. Benninghoff sagt: „Wo sich die Zeit dehnt, erscheint die Form, wo die Zeit gerafft wird, tritt Bewegung hervor.“ Aber das Geschehen, die Dynamik, wird durch das Gefüge erst zur Leistung erhoben im Sinne der Erhaltung des Ganzen. Es gibt keine lebendige Dynamik außerhalb der Form. Löst sie sich von der Form so wird sie sinnlos. „Der Strom des Geschehens hat kein Ufer mehr.“

Mir will scheinen, daß in diesen Sätzen, wenn man sie recht durchdenkt, seine Auffassung der lebenden Form kurz aber doch deutlich umrissen ist, und daß von dieser Sicht auch die eigentliche Sinnggebung seines Systembegriffes erkennbar wird.

Im Gefolge der Erarbeitung dieser Erkenntnisse wendet er sich in seinen Veröffentlichungen mehr allgemeinen und theoretischen Themen zu. Das Problem der funktionellen Anpassung wird nicht mehr als Anpassung der Teile an die richtende Kraft einer funktionellen Formbeanspruchung angesehen, sondern als Systemanpassung, wobei eine z. B. experimentell gesetzte Formänderung sich auf das Gefüge der Teile richtend auswirkt. Neue Ergebnisse auf Grund dieser Fragestellung lassen ihm das System, in dem die Teile stehen, als ein „Feld“ erscheinen. In einem geistvollen Vortrag vor der Heidelberger Akademie stellt er seinen Feldbegriff dem der Physik und Mathematik gegenüber. Seine Aufsätze über „Form und Funktion“, über „Einheiten und

Systembildung im Organismus“, über „Form und Dynamik“ fallen in diese Periode der theoretischen Auseinandersetzungen.

Eine große Anzahl von Arbeiten aus seinem engen Kieler Mitarbeiterkreis, aus dem weiteren Kreis junger Schüler und aus der Feder anderer Wissenschaftler, die durch ihn angeregt wurden, haben die Erforschung funktioneller Systeme und Probleme vor allem der funktionellen Histologie zum Gegenstand. Schon 1930 gründet er eine eigene „Zeitschrift der Anatomie funktioneller Systeme“, die dem Morphologischen Jahrbuch angegliedert wird.

Seine Bearbeitung der Anatomie der Kreislauforgane und sein zweites Hauptwerk, die „Anatomie funktioneller Systeme“ im weitesten Sinne kennzeichnen die bleibende Bedeutung seiner wissenschaftlichen Arbeit.

Benninghoff war ein Meister der Formulierung, die wieder in der Klarheit seines Denkens begründet war. Seine überaus sorgfältig vorbereiteten Vorlesungen waren anschaulich und klar und vertieften den lebendig vorgetragenen Stoff zu grundsätzlichen Fragestellungen. Er hob das Wesentliche hervor und stellte es ganz im Sinne seiner wissenschaftlichen Denkungsweise in größere Zusammenhänge hinein. Dadurch wurden seine Hörer, die in ihm einen überragenden akademischen Lehrer verehrten, zum biologischen Denken erzogen und ihr Interesse für Fragen geweckt, die über das enge Fachgebiet hinausreichten. Was er darstellte wirkte lebendig, weil es aus der eigenen Auseinandersetzung mit dem Problem der lebenden Form geboren war. Charakteristisch waren neben dem geistigen Inhalt seiner Vorlesungen seine Zeichnungen. Er skizzierte mit wenigen Strichen das darzustellende Objekt und brachte damit das Wesentliche der Form zum Ausdruck. — Seine alten und jungen Studenten wissen es ihm zu danken, daß er ihnen ein Lehrbuch geschenkt hat, das die Anatomie als Wissenschaft vom Bau und der Organisation des lebenden Körpers in lebendigster Form und mit einer für den werdenden Arzt zugeschnittenen Stoffauswahl darstellt. Es entstand in mühevoller Kleinarbeit während seiner Kieler Zeit in den Jahren 1932—1941. Sein oft gehörter Leitspruch: „Wer gut lehren will, muß sinnvoll und übersichtlich gliedern und darf nicht nur berichten“ ist in seinem Unterricht und seinem Lehrbuch verwirklicht worden. Dieses Lehrbuch ist in einer beispielhaften Gemeinschaftsarbeit des Institutes gewachsen. Beitrag und Kritik wurde von ihm gesichtet und gewertet. Ein schöner

Ausdruck dieses uneigennütigen Zusammenarbeitens ist eine Bemerkung von ihm aus jener Zeit, wo er fertige Kapitel seinen Mitarbeitern vorzulesen pflegte und einmal sagte: „Wenn ich das lese, weiß ich manchmal nicht mehr, was ist von euch da drin und was von mir!“ So hatte er auch hier Teilstücke zu einer Einheit um des Ganzen willen gefügt und das ist das Entscheidende. Die schnelle und weite Verbreitung seines Lehrbuches auch über Deutschlands Grenzen hinaus kennzeichnet allein den Wert dieses Unterrichtswerkes.

Bei der Zusammenarbeit im Institut, aber nicht nur dort, sondern auch bei der Verwaltung seiner zahlreichen Ämter, die er innehatte, ist sein sicherer Blick für das Wesentliche vielleicht diejenige seiner Eigenschaften, die von seinen Mitarbeitern am stärksten immer wieder anerkennend hervorgehoben wurde. Er wurde dadurch zu einem planenden Gestalter des ganzen Institutslebens und sein erfahrenes Urteil richtunggebend für die Arbeit und das Denken derer, die ihm zur Seite standen. Dabei ließ er aber der Entfaltung eigener Arbeitsrichtungen seiner Mitarbeiter nicht nur freien Raum, sondern förderte sie, wenn er sie als wertvoll erkannt hatte, mit allen Mitteln. Er lobte wenig, weil er es als selbstverständlich ansah, daß jeder sein Bestes gab. Seine Kritik, die nur Wesentlichem galt, war immer produktiv, kurz und treffend. Er gab einmal eine ihm überreichte wissenschaftliche Arbeit dem Autor zurück mit den Worten: „Dick und leer und deshalb ungeeignet.“ Er haßte alle Umschweife, ging geraden Weges auf das Wesentliche zu und diskutierte es. So war er für seine Mitarbeiter nicht nur der Lehrer und Leiter des Institutes, sondern auch der Erzieher zu klarem Denken und zu sorgfältiger wissenschaftlicher Arbeit. Aus seiner Schule sind Vertreter unseres Fachgebietes hervorgegangen, die heute in angesehenen Stellen wirken und seine Idee weitertragen und ausbauen.

Ähnlich wie schon in Marburg sammelte sich auch in Kiel um seine anregende Persönlichkeit ein geselliger Kreis, in dem er Entspannung, aber auch Anregung suchte und fand. Die Verbindung, die er zu Künstlern und Wissenschaftlern anderer Disziplinen aufnahm, kennzeichnen sein Bestreben nicht einseitig zu bleiben und sein Denken zu erweitern und zu vertiefen. In diesem geselligen Kreis konnte sich der Mensch Benninghoff ganz aufschließen und vermochte die Stunden der Erholung ebenso anregend zu gestalten wie durch seinen frischen Humor zu ver-

schönen. Wer den oft unnahbar Erscheinenden nicht als einen der Fröhlichsten in froher Tafelrunde erlebt hat, kennt ihn nicht.

Aus der Erinnerung an jene Zeit hebt sich ein denkwürdiger Abend heraus, an dem 3 Altersgenerationen unseres Faches im gastlichen Hause Benninghoff vereint waren: Graf Ferdinand von Spee und sein befreundeter Altersgenosse Hans Virchow, der zu einem kurzen Besuch in Kiel weilte, Alfred Benninghoff und schließlich die junge Generation des Kieler Institutes. An diesem Abend wurde ein Stück Geschichte der Medizin, insbesondere der Anatomie, aus dem vorigen Jahrhundert lebendig, als die beiden alten Herren ihre Jugenderinnerungen austauschten. Besonders interessant waren ihre Berichte aus der Würzburger Zeit, wo Graf Spee in den Jahren 1882/83 Assistent an der chirurgischen Klinik war und über die damalige Operationstechnik berichtete. Wir hörten von dem „unvergleichlichen Siegeszug“ der histologischen Technik, die uns eine neue Formenwelt erschloß, und deren Anfänge die beiden greisen Herren miterlebt hatten. Vor uns wurde aber an diesem Abend insbesondere ein Bild von der Entwicklung der Ideen und Probleme unserer Wissenschaft in leuchtenden Farben entworfen, das uns den steinigen Weg zeigte, den andere für uns geebnet hatten und das uns zur Mahnung wurde, den historischen Boden, auf dem wir alle stehen nicht nur zu achten, sondern in seiner formenden Bedeutung verstehen zu lernen. Benninghoff hat in seinen „Erinnerungen an den Anatomen Graf F. von Spee“, dessen „physiologische Anatomie“ unserem Denken so nahe stand, diesen unvergeßlichen Abend ebenfalls erwähnt.

Die reiche Kieler Zeit erhielt durch den Beginn des zweiten Weltkrieges einen schicksalschweren Abschluß. Nachdem Benninghoff im ersten Kriegsjahr in Kiel als Sanitätsoffizier tätig war und daneben in seiner freien Zeit intensiv an der Fertigstellung des Eingeweidebandes seines Lehrbuches gearbeitet hatte, erhielt er 1940 einen Ruf auf das Marburger Ordinariat.

Das Marburger Institut war nach der Emeritierung Göpperts im Jahre 1935 von E. Th. Nauck und ab 1936 von Becher geleitet worden, der 1941 einem Ruf nach Münster folgte. Im Januar 1941 übernahm Benninghoff die Amtsgeschäfte im Marburger Institut.

In Marburg, von wo er gekommen war, sollte sich nach weiteren 12 Jahren intensiver Arbeit der Kreis seines Lebens schließen.

Der Krieg lähmte die Entfaltungsmöglichkeit seiner Arbeit im Institut, die durch eine längere Erkrankung bis zum November 1943 weiterhin unterbrochen wurde. Die Reihe seiner wissenschaftlichen Veröffentlichungen zeigt eine Lücke in den Jahren 1941—48. In dieser Zeit lag die kriegsbedingte, hohe unterrichtliche Belastung, das schwere Erleben des deutschen Zusammenbruchs mit seinen katastrophalen Folgen für die deutschen Universitäten und die höchste Inanspruchnahme seiner Person beim Wiederaufbau der Marburger Universität, dem er sich mit allen Kräften widmete. Trotzdem hat er in diesen Jahren unentwegt an seinem Lehrbuch gearbeitet und die notwendigen Neuauflagen besorgt.

Seine beiden nächsten Veröffentlichungen kennzeichnen wieder die beiden Hauptthemen seiner Arbeit: In der neu gegründeten Zeitschrift „Ärztliche Forschung“, zu deren Herausgeberkreis er gehörte, publiziert er „Anatomische Beiträge zur Frage der Verschiebung der Ventilebene des Herzens“ und im „Studium generale“ äußert er sich letztmalig zusammenfassend über funktionelle Systeme. Er sieht in der Verwendung dieses Begriffes die Möglichkeit eines Fortschreitens in der Erkenntnis der lebenden Form, weil neben der Kausalbetrachtung, die Betrachtung der funktionellen bzw. der Ganzheitsbeziehungen notwendig ist.

Nach dem Kriege hat er sich in seinem Marburger Institut einen neuen Kreis junger Mitarbeiter gegründet. Mit ihnen baut er neu auf und beginnt den letzten Abschnitt seiner wissenschaftlichen Arbeit. Er wendet sich einem neuen Problem zu, das ihm aber letzten Endes aus seiner früheren Marburger Zeit vertraut war, und das ihn im Stillen wohl immer beschäftigt haben mag: Das Problem der Bedeutung der Kernvolumenänderung. Die Oberflächenvergrößerung des Zellkernes bei „Reizzuständen“ der Zelle hatte er in seiner früheren Bindegewebsarbeit festgestellt. Aus Befunden von Untersuchungen über funktionelle Anpassung, die er und seine Mitarbeiter angestellt hatten, ging hervor, daß der Zellkern auf vermehrte Beanspruchung der Zelle meßbar durch Volumenzunahme anspricht, eine Tatsache, die an sich hinlänglich bekannt war, nun aber in ihrer Bedeutung erforscht und ausgewertet werden sollte. Wenn er auch selbst nur referierend über dieses Thema vorgetragen hat, so ist er der geistige Autor dessen, was wir heute kurz als „funktionelle Kernschwellung“ bezeichnen. Die funktionelle Kernschwellung ist durch eine Reihe von Schülerarbeiten an den verschiedensten Geweben

erhärtet worden. Nach dieser Fundierung ist sie wiederum von ihm in ihrer Bedeutung für die Feststellung des Funktionszustandes von Zellen allgemein erkannt und zum Thema weiterer Arbeiten gemacht worden. Es liegen schon heute eine Reihe von Befunden anderer Autoren vor, die die funktionelle Kernschwellung methodisch erfolgreich verwendet haben.

Die letzten wissenschaftlichen Veröffentlichungen Benninghoffs endlich haben wieder Themen zur funktionellen Morphologie der Kreislauforgane zum Gegenstand.

Benninghoff hat in seiner zweiten Marburger Zeit nach dem zweiten Weltkrieg mit einer erstaunlichen Energie wieder seine ganze Aktivität und Gestaltungskraft zur Entfaltung gebracht. Sie trug ihn aber mit neuen Aufgaben weit über sein Institut hinaus. Er hat als Dekan maßgeblich am Aufbau der medizinischen Fakultät mitgewirkt als Rektor und Mitglied des Reichsforschungsrates gestaltenden Einfluß auf das deutsche Universitätsleben gewonnen. Bei diesen hohen verantwortungsvollen Aufgaben blieb er seinem Institut und nicht zuletzt seinen Studenten eng verbunden. Zu seinem 60. Geburtstage brachten sie ihm einen Fackelzug, seine Mitarbeiter, Schüler und Freunde überreichten ihm an diesem Tage eine größere Anzahl wissenschaftlicher Arbeiten, die im Rahmen einer Festschrift des Morphologischen Jahrbuches gedruckt wurden. Von den reichen Ehrungen, die ihm auch noch im letzten Jahr seines Lebens zu teil wurden, sei seine Mitgliedschaft in den wissenschaftlichen Akademien „Leopoldina“ in Halle, Mainz, Heidelberg, Uppsala und Mexiko erwähnt.

Wer in seiner Nähe war, erkannte besonders in den letzten Jahren wie er in seinen hohen Aufgaben wuchs und zur großen Persönlichkeit des deutschen Universitätslebens reifte. Von ihm ging eine gestaltende Kraft aus auf jeden der in seinem Kreis stand.

Im Oktober 1952 begann nach einer Kongressfahrt in das sonnige Italien seine schwere noch unerkannte Krankheit sich abzuzeichnen. Sie schritt unerbittlich fort. Er hatte die Höhe seines reichen Wirkens und seines kraftvollen Lebens erreicht. Am 17. Dezember trat er als scheidender Rektor das letzte Mal vor die Universität. Am Vormittage eines sonnigen Wintertages, am 18. Februar 1953 ist Alfred Benninghoff still entschlafen.

Er wurde in der Bibliothek seines Institutes aufgebahrt. Seine Studenten hielten die Totenwache und geleiteten seinen Sarg mit dem letzten Fackelzug zur Universitätskirche. Sein Sarg ruht in Marburgs Erde. — Die letzten Worte, die er als Rektor an uns richtete, lauten: „Wir wissen nicht, ob wir alle Probleme lösen können und unsere Ziele erreichen werden. Aber wir wollen uns strebend bemühen!“

Veröffentlichungen v. A. Benninghoff

Über relative Inkontinentia urinae beim Weibe und ihre Behandlung mit Blasen- und Harnröhrenraffung. Dissert. Heidelberg 1919. — Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Amphibienherzens und zur Phylogenie des Reizleitungssystems. S.ber. Ges. Naturw. Marburg 1920. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie u. Entwicklungsgeschichte des Amphibienherzens. Morph. Jb. **51** (1921). — Beobachtungen über Umformung der Bindegewebszellen. Roux-Arch. Entw. mech. **99** (1923). — Zur Kenntnis und Bedeutung der Amitose und amitoseähnlicher Vorgänge. S.ber. Ges. Naturw. Marburg 1922. — Über den funktionellen Bau des Knorpels. Verh. Anat. Ges. (1922). — Über die Beziehungen des Reizleitungssystems u. der Papillarmuskeln zu den Konturfasern des Herzschlauches. Verh. Anat. Ges. **32** (1923). — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß verschiedenartiger mechanischer Beanspruchung auf den Knorpel. Verh. Anat. Ges. **33** (1924). — Form und Bau der Gelenkknorpel in ihren Beziehungen zur Funktion. I. Mitteilung. Die modellierenden u. formerhaltenden Faktoren des Knorpelreliefs. Z. Anat. Entw.gesch. **76** (1925). — Form und Bau der Gelenkknorpel in ihren Beziehungen zur Funktion. II. Teil. Der Bau des Gelenkknorpels in seinen Beziehungen zur Funktion 1925. Z. Zellforsch. **2** (1925). — Der funktionelle Bau des Hyalinknorpels. Erg. Anat. **26** (1925). — Spaltlinien am Knochen, eine Methode zur Ermittlung der Architektur platter Knochen. Verh. Anat. Ges. **34** (1925). — Über die Formenreihe der glatten Muskulatur u. die Bedeutung der Rougetschen Zellen an den Kapillaren. Z. Zellforsch. **4** (1926). — Über die Anpassung der Knochenkompakta an geänderte Beanspruchungen. II. Teil Studien zur Architektur der Knochen. Anat. Anz. **63** (1927). — Über die Beziehungen zwischen elastischem Gerüst u. glatter Muskulatur in der Arterienwand u. ihre funktionelle Bedeutung. Z. Zellforsch. **6** (1927). — Vorweisung von Präparaten von der Brustaorte des Ochsen, der Art. femoralis vom Ochsen und von Hirnarterien. — Vorweisungen von Wachsplattenmodellen von Herzen menschl. Embryonen 7 mm, 9,6 mm, 12,4 mm und 20 mm größter Länge. Verh. Anat. Ges. **36** (1927). — Über das elastische Gerüst der Aorta. Verh. Anat. Ges. **37** (1928). — A. Benninghoff und R. Spanner: Das Gefäßsystem eines Acardiers. Untersuchungen über den Einfluß des Blutstroms auf die Gefäßentwicklung. Morph. Jb. **61** (1929). — Die Faserung von Perichondrium und Periost als

Vorläufer der Kompaktaarchitektur am Schulterblatt und Becken. Vorläufige Mitteilung. Verh. anat. Ges. 1929. — Über elastische Sehnen des Herzmuskels. II. Beitrag zur Frage der elast.-musc. Systeme. Z. Zellforsch. 9 (1929). — Über die Entwicklung der Muskelarchitektur im Inneren der menschlichen Herzkammern. Morph. Jb. 63 (1929). — Die Anatomie funktioneller Systeme. Morph. Jb. 65 (1930). — Über Leitsysteme der Knochenkompakta. Studien zur Architektur der Knochen, III. Teil. Morph. Jb. 65 (1930). — Blutgefäße u. Herz in v. Möllendorffs Handbuch d. mikr. Anatomie 1930. — Über die Entstehung funktioneller Strukturen. Verh. Anat. Ges. (1930). — Die Architektur des Herzmuskels. Morph. Jb. 67 (1931). — Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes. Verh. Anat. Ges. 40 (1931). — Funktionelle Anpassung. Handwörterb. d. Naturw. 2. Aufl. (1933). — Die Architektur der Kiefer u. ihrer Weichteilbedeckung. Vortrag gehalten am 2. Sept. 1933 in Breslau auf der Tagung d. Deutschen Ges. f. Anatomie u. Pathologie u. d. Deutschen Ges. f. zahnärztl. Orthopädie. Paradenium 6 (1934). — Herz, in Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. Hdb. vergl. Anatomie 6 (1933). — Bauprinzipien des Bindegewebes u. d. Muskulatur u. ihre funktionelle Bedeutung. Verh. dtsh. Orthop. Ges. 30 (1935). — Über die funktionelle Struktur der Lungengefäße. Verh. dtsh. Ges. Kreislforsch. 8 (1935). — Anatomische Grundlagen der Beziehungen von Atmung und Kreislauf, 11. Fortbild. — Lehrgang Bad Nauheim 1935. — Form und Funktion. I. Teil. Z. ges. Naturw. 1 (1935). — Benninghoff und Nitzschke: Gestaltwechsel des Herzens in der Funktion. Vortrag mit Filmvorführung. Verh. Anat. Ges. 44 (1936). — Form und Funktion. II. Teil. Z. ges. Naturw. 2 (1936). — Eröffnungsvortrag auf der 46. Vers. d. Anat. Ges. in Leipzig 1938. Verh. Anat. Ges. 46 (1938). — Über Einheiten und Systembildungen im Organismus. Dtsch. med. Wschr. 39 (1938). — Organische Form und Dynamik. Schriften der wiss. Akademie d. Christian Albrechts-Univ. Kiel 1939. — Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Dargestellt unter Bevorzugung funktioneller Zusammenhänge. I. Band: Allgemeine Anatomie und Bewegungsapparat. II. Band: Eingeweide. III. Band: Nervensystem, Haut und Sinnesorgane. Mit Beiträgen von Prof. Dr. Ernst Göppert, Marburg und Prof. Dr. K. Niessing. — Die biologische Feldtheorie. S.ber. Heidelbg. Akad. Wiss. Biol. (1942). — Über die Bedeutung der Gangsysteme der großen Speicheldrüsen vom strömungstechnischen Standpunkt aus. Prof. E. Göppert z. 75. Geburtstag. Morph. Jb. 85 (1941). — Über die Ausbildung u. Bedeutung der Herzhöhlen bei Tieren u. dem Menschen. Arch. Kreislforsch. 9 (1941). — Erinnerungen an den Anatomen Graf Ferd. von Spee. Anat. Anz. 95 (1944). — Anatomische Beiträge zur Frage der Verschiebung der Ventilebene im Herzen. Ärztl. Forsch. 2 (1948). — Über funktionelle Systeme. Studium Generale 2 (1949). Springer Verlag. — Funktionelle Kernschwellung u. Kernschrumpfung. Anat. Nachr. 1 (1949). — Bau u. Mechanik der Aortenwand unter Berücksichtigung der operativen Behandlung der Isthmusstenose. Chirurg 21 (1950). — Das Problem der organischen Form. Vortrag gehalten bei der Rektoratsübernahme 6. Dez. 1950 in Marburg.

Schriften der Philipps-Universität Marburg. N. G. Elwert Verlag Marburg 1952. — Über die Entwicklung der Motorik des Herzens. Nauheimer Fortbild-Lehrgänge **16** (1951). — Vermehrung u. Vergrößerung von Nervenzellen bei Hypertrophie des Innervationsgebietes. Z. Naturforsch. **6** (1951). — Ansprachen Sr. Magnifizenz des Rektors Prof. Dr. A. Benninghoff beim akad. Festakt Dez. 1951 anlässlich der 50jährigen Wiederkehr der Verleihung des ersten Nobelpreises für Medizin an Emil von Behring und der Verleihung des dritten Emil von Behring-Preises an Prof. Gaston Ramon, Paris. — Behringwerk-Mitteilungen **24** (1952) Elwert-Verlag Marburg. — Ernst Göppert †: Anat. Anz. **98** (1952). — Zur inneren Mechanik des gefiederten Muskels. Benninghoff u. Rollhäuser, Pflüger Arch. Physiol. **254** (1952). — Bericht Sr. Magnifizenz des Rektors Prof. Dr. A. Benninghoff anlässlich der Rektoratsübergabe am 17. Dez. 1953. Jahresberichte der Philipps-Univ. Marburg 1953. — Das funktionelle Kernödem als Indikator der Zelltätigkeit. Soc. Ital. di Anatomia 1952/53 Florenz, Kongreßvortrag.

K. Niessing

Marburg

Die Blutversorgung im Gehirn der Schlangen

Von

Heinrich Adolphi und Manfred Lüdicke

Mit 13 Abbildungen im Text und einer Tabelle

(Eingegangen am 1. April 1953)

Mehrere allgemeine Darstellungen der großen Gehirngefäße liegen bereits vor. Zu den ersten Arbeiten gehören die von Schlemm (1827) und Rathke (1838, 1856) mit Untersuchungen über Arterien und Venen. Hofmann (1900) beschreibt vergleichend anatomisch die Gehirn- und Rückenmarksarterien der *Vertebraten* und kommt zu dem Schluß, daß, falls Hirnnerven auf Spinalnerven zurückzuführen wären, den Nerven entsprechende Arterien vorhanden sein müßten. Jedoch fände sich nur am *Nervus facialis-acusticus* ein solches Gefäß: die *A. auditiva interna*. An den *Nn. oculomotorius, trochlearis, abducens* und *trigeminus* findet sich sonst nur, als undeutliches Gefäß von der *A. basilaris* entspringend, eine *A. nervi trigemini*. Die Entwicklung der großen Venen am Gehirn bei *Natrix (Tropidonotus) natrix* L. verfolgen Grosser und Brezina (1895). Beddard (1905) beschreibt und vergleicht die Arterien des Schlangengehirnes mit denen der *Lacertilier*, während Bruner (1907) sich mit den Venen des Reptiliengehirnes befaßt. Die Arbeit O'Donogue's (1912) beschränkt sich bei der Darstellung der interkraniellen Venen auf die großen Gefäße, die der *Dura mater* angehören. Kappers (1930) untersucht vergleichend anatomisch die Vorderhirnarterien und bezieht sich bei den *Reptilien* auf *Chelone*, während Abbie (1934) bei ähnlicher Problemstellung die Verhältnisse bei *Sphenodon* und *Krokodilen* beschreibt. Lüdicke (1939) gibt eine Darstellung der Arterien, Venen und Kapillarbezirke im Kopfe von *Natrix (Coluber) natrix* L. und *Zamenis dahli* Fitz.

In der vorliegenden Arbeit wird neben einer kurzen Schilderung der größeren Gefäße der Versuch unternommen, das Bild zu vervollständigen und insbesondere quantitative Aussagen über die Durchblutung einzelner Regionen und Hirnkerne zu machen. Bei der Wichtigkeit des Gehirnes als zentralem Steuerungsorgan ist es unwahrscheinlich, daß hier Zufälligkeiten in bezug auf die Gefäßversorgung herrschen könnten. Die Intensität des Stoffwechsels müßte sich u. E. unter anderem in der Dichte des Kapillarnetzes spiegeln.

Abbie (1934) konstatiert wohl mit Recht, daß jede Änderung in der Struktur des Hirnes durch eine Änderung der Blutversorgung reflektiert wird. Daß innerhalb kleiner Areale charakteristische Durchblutungsverhältnisse herrschen können, ist bekannt. Die Arterien des Körpers variieren bis zu einem gewissen Grad bezüglich ihres Ursprunges und ihres mittleren Verlaufes. Sie sind aber konstant in den Endgebieten, die sie versorgen, da hier eine bestimmte funktionelle Bedeutung vorliegt (Shellshear 1933). Der gleiche Autor spricht ebenso wie Pickworth (1934) von Beziehungen zwischen Blutversorgung und Hirnrindenfeldern bzw. -schichten. Nach Pfeifer (1939) sollen pathologische Befunde auf besondere Gefäßanordnungen in sehr kleinen Gehirnabschnitten schließen lassen. Kornmüller (1935) stellte die Identität bioelektrischer Grenzen mit den Grenzen verschiedener Hirnrindenfelder fest und untersuchte den Gasaustausch. Er fand dabei unter anderem, daß die weiße Substanz weniger O_2 benötigte als die graue — entsprechend ihrer elektrischen Spannung. Dieses stimmt ebenfalls mit der geringeren Durchblutung der weißen Substanz überein.

Das Problem der vorliegenden Arbeit besteht u. a. auch darin, inwieweit sich histologisch definierte Areale auch bei den Schlangen durch eine charakteristische Blutversorgung erkennen lassen. Untersuchungen in dieser Richtung liegen vor von Craigie (1949). Er bringt die Gefäßdichte einzelner Zentren von vier Schlangen verschiedener Arten zur Darstellung, so daß es zweckmäßig erscheint, hier Untersuchungen an anderen Arten hinzuzufügen.

Die Kenntnisse über die Physiologie des Reptiliengehirnes — insbesondere der Schlangen — sind sehr gering. Eine zusammenfassende Darstellung gibt Ten Cate (1937); jedoch läßt sich auch auf Grund dieser Arbeit über die funktionelle Bedeutung einzelner Hirnkerne keine genauere Aussage machen.

Eine anatomische Bearbeitung, die quantitativ die Blutversorgung einzelner Zentren untersucht, könnte deshalb auch für physiologische Probleme von Interesse sein.

Material und Methode

Als Untersuchungsobjekte dienten 17 Exemplare von *Natrix natrix* L. und zwei von *Natrix tessellata* Laur. Die Tiere wurden in Äthernarkose geöffnet und von den Carotiden, kleinere Tiere vom Herzen aus mit Scribtor injiziert, die Köpfe in 4% Formollösung fixiert und elektrolytisch entkalkt. Darauf erfolgte die Präparation des Gehirnes zur Feststellung des Gefäßverlaufes. Teilweise kam dabei Benzylbenzoat als Aufhellungsmittel zur Verwendung. Die Serien wurden in Öl-Celloidin stufenweise geschnitten, wobei die Dicke jedes 6. Schnittes 100μ , die der übrigen 20μ betrug. An letzteren zeigte Eisenhämatoxylin nach Weigert die besten Färbegergebnisse.

In der Nomenklatur der Kerne wurde weitgehend Frederikse (1931) gefolgt.

Die Messung der Kapillardichte erfolgte an Projektionen mit 100-facher linearer Vergrößerung (Bromar-Seibert/Wetzlar) mit Kurvenmesser und Planimeter. Hierzu wurden Schnittserien von 6 totalinjizierten Gehirnen herangezogen: vier *Natrix natrix* L. und zwei *Natrix tessellata* Laur. Als Maßeinheit für die Kapillardichte diente die Gefäßlänge in μ pro $(100 \mu)^3$ Gehirnssubstanz. Eine Umrechnung auf das Frischgewebe wurde nicht durchgeführt. Die Schrumpfung lag durchschnittlich bei 22%. Sämtliche Werte sind Mittel aus zahlreichen Messungen an verschiedenen Schnitten.

Die Versorgung der einzelnen Hirnabschnitte

(Vgl. Abb. 1 bis 3)

Medulla oblongata

Die Blutzufuhr erfolgt durch die *Rami posteriores* Rathke, Dendy (= *Rami caudales* Hofmann) der *A. carotis cerebralis* Rathke, Hofmann und die von ihnen gebildete *A. basilaris* Rathke, Hofmann, deren Zweige in regelmäßigen Abständen median eintreten. Bei der Hälfte der untersuchten Schlangen trat an den *Aa. spinales laterales* Hofmann ein *Circulus arteriosus* auf. Zwei Tiere ließen einen kleinen Ast der *A. spinalis lateralis* erkennen. Der Lauf dieses Gefäßes war rostral gerichtet und bis zum Beginn der Rautengrube zu verfolgen. Ob es sich dabei um eine Ausnahmeerscheinung handelt, konnte nicht entschieden werden. Die *A. auditiva interna* Rathke, Hofmann — der einzige starke Ast der *A. basilaris* — gabelt sich unterhalb des *Nervus facialis-acusticus* und sendet Blut nach kaudal in die Ohrregion und nach rostral zum *N. trigeminus*. Die Acusticusregion erhält jedoch ihre Zufuhr zum Teil auch von ventral aus hochsteigenden Kapillaren der *A. basilaris*. Von den *Rami posteriores* läuft jederseits eine schwache *A. nervi trigemini* Hofmann auf die Wurzel des *N. trigeminus* zu.

Die Blutabfuhr übernimmt dorsal jederseits eine *V. medullaris superior*, die über der *Tela chorioidea* Anschluß an die *V. cerebralis posterior* Grosser, Brezina findet. Ihr Gebiet ist klein im Verhältnis zur *V. medullaris*, die selbst zwei Äste, die *V. medullaris posterior* und *anterior*, aufweist.

Die *V. medullaris posterior* drainiert nicht nur die Seiten der *Medulla oblongata*, sondern ebenso auch die Ventralfläche. Sie verläuft, von der *Medulla spinalis* kommend, unterhalb des *N. facialis-acusticus* und *trigeminus*. Bei etwa der Hälfte der

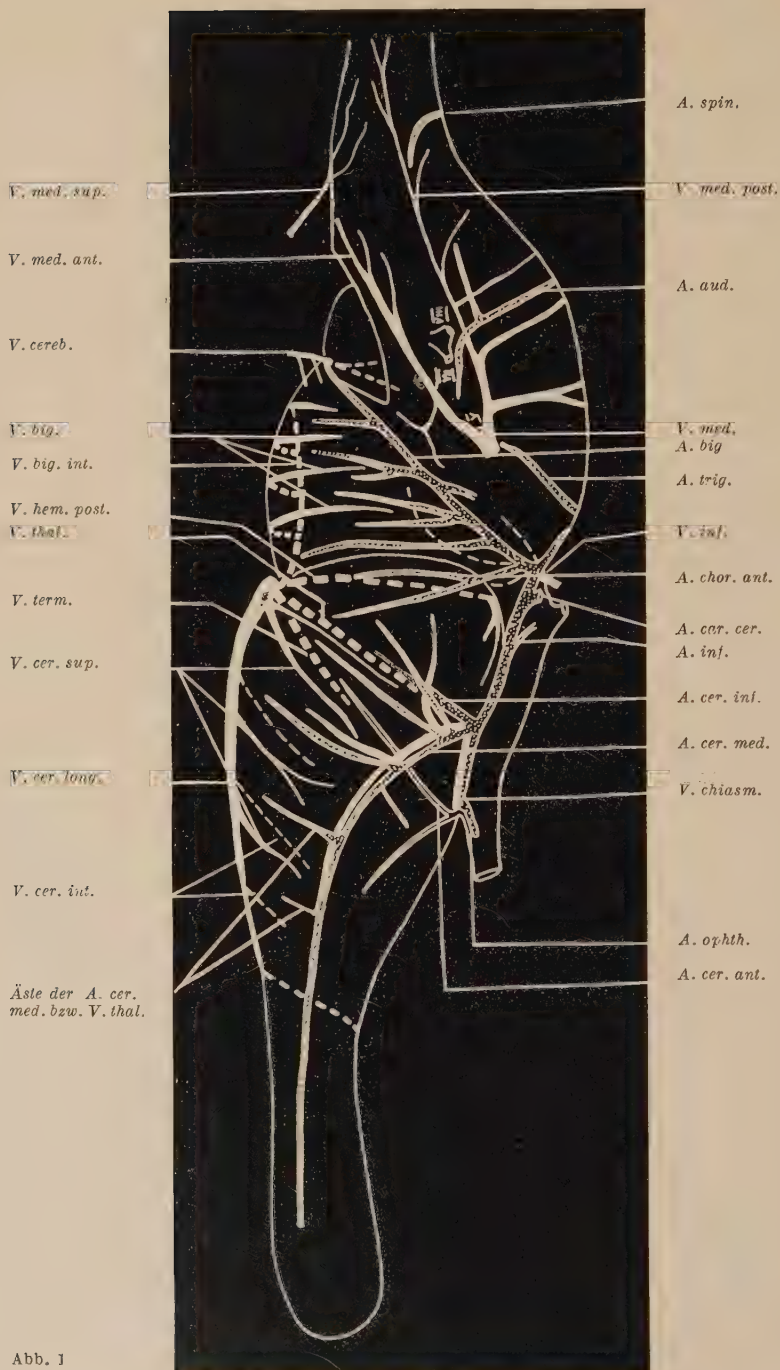


Abb. 1

untersuchten Tiere trat sie ventral in Verbindung mit der *V. spinalis*.

Die *V. medullaris anterior* zieht von der *Tela chorioidea* unterhalb des *Cerebellum* auf den Austritt des *Trigeminus*-Stammes zu, vereinigt sich rostral desselben mit der *V. medullaris posterior* zur *V. medullaris*, verläßt hier die Oberfläche des Gehirnes und führt zur *V. capitis lateralis* Grosser, Brezina. Ihre Zuflußgebiete liegen caudalwärts; nur kurz vor dem *N. trigeminus* empfängt sie ein kleines Gefäß.

Mittelhirn und Kleinhirn

Die Mittelhirnbasis trägt die *Rami posteriores* und einen Teil der bereits erwähnten *Aa. nervi trigemini*. An der Grenze zum *Zwischenhirn* laufen jederseits zwei *Aa. mesencephali* auf die Mediane zu. Die rostral gelegene tritt an der *V. infundibuli* Bruner ins Gehirn ein. Bei drei Exemplaren wurde diese kleine Arterie nicht von dem *Ramus posterior*, sondern von der auf gleicher Höhe entspringenden *A. cerebralis posterior* Dendy (= *A. cerebri posterior* Hofmann, = mittlerer Ast der *A. carotis cerebralis* Rathke) abgezweigt. Diese gabelt sich in ein bis zwei *Aa. chorioideae anteriores* (= *Aa. chorioideae anteriores* Dendy) des *Zwischen-* und *Vorderhirnes* und die *A. bigeminalis* Dendy.

Die von Lüdicke (1939) erwähnte Anastomose zwischen den *Aa. carotides cerebrales* caudal der *Hypophyse* liegt nicht dem Gehirn direkt auf, sondern befindet sich noch innerhalb des Knochens.

Die *A. bigeminalis* liegt ventral vom *Tectum opticum* und erstreckt sich caudal bis zum *Cerebellum*. Der Hauptteil des Blutes wird durch mehrere Äste, die in gleichmäßigen Abständen gradlinig hochziehen, dem *Tectum* zugeleitet, während die Versorgung

Abb. 1. *Natrix natrix*. Schema der größeren Gehirngefäße. Seitenansicht. Von außen nicht sichtbare Venen sind durch unterbrochene Linien, von außen nicht sichtbare Arterien durch unpunktuierte Doppellinien dargestellt. Auf eine besondere Kennzeichnung der von einzelnen Gehirnteilen verdeckten äußeren Gefäße wurde verzichtet.

A. aud.-Arteria auditiva interna; A. big. — A. bigeminalis; A. car. cer. — A. carotis cerebralis; A. cer. ant. — A. cerebralis anterior; A. cer. inf. — A. cerebralis inferior; A. cer. med. — A. cerebralis media; A. cer. post. — A. cerebralis posterior; A. chor. ant. — A. chorioidea anterior; A. inf. — A. infundibuli; A. ophth. — A. ophthalmica; A. spin. A. spinalis lateralis; A. trig. — A. nervi trigemini; Vv. big. — Venae bigeminales; V. big. int. — V. bigeminalis interior; V. cereb. — V. cerebellaris; Vv. cer. int. — Vv. cerebrales interiores; V. cer. long. — V. cerebralis longitudinalis; V. cer. sup. — Vv. cerebrales superiores; V. chiasm. — V. chiasmatica; V. hem. ant. — V. hemisphaerii anterior; V. hem. post. — V. hemisphaerii posterior; V. inf. — V. infundibuli; V. med. — V. medullaris; V. med. ant. — V. medullaris anterior; V. med. post. — V. medullaris posterior; V. med. sup. — V. medullaris superior; V. term. — V. terminalis; V. thal. — V. thalamencephali; V. — Nervus trigeminus; VII, VIII — N. facialis-acusticus.

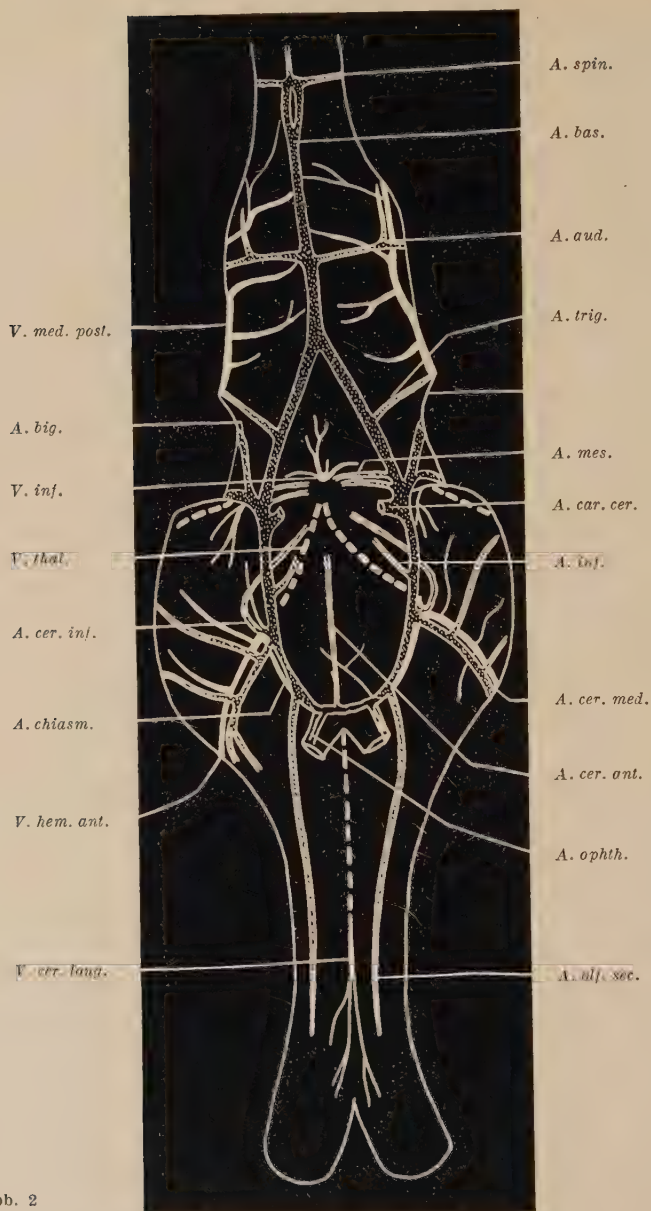


Abb. 2

des *Cerebellum* von ventral aus erfolgt. Ein Ast der *A. bigeminalis* gelangt in das *Trigeminus*gebiet. Rostral vom *Cerebellum* vereinigen sich dessen abführende Gefäße zu einer *V. cerebellaris*; sie

empfängt jedoch auch Zuflüsse aus den darunterliegenden Partien und mündet dorsal in den *Sinus longitudinalis*.

Ventral bildet die unpaare *V. infundibuli* mit meist zwei kleinen oberflächigen Ästen den Abfluß. Sie teilt sich und leitet jederseits über die *V. hypophyseae lateralis* in die *V. cerebralis media secundaria*. Nur einige kleine Zweige aus dem *Zwischenhirn* sind der *V. infundibuli* angeschlossen, den größten Teil des Blutes liefert das *Mittelhirn*, wo sich die Gefäße bis unter das rostrale Ende des vierten Ventrikel verfolgen lassen.

Den Ästen der *A. bigeminalis* entsprechen regelmäßige *Vv. bigeminales*. Sie ziehen von den Seiten nach dorsal-median und münden innerhalb der Fissur in die unpaare *V. bigeminalis interior*. Diese sammelt außerdem Gefäße an den Wänden des *Aquaeductus Sylvii* und führt an der *Epiphyse* in den *Sinus longitudinalis*.

Vorderhirn und Zwischenhirn

Ventral liegen die *Rami anteriores* Rathke, Dendy der *Aa. carotis cerebrales*, die sich vor dem *Chiasma opticum* vereinigen und so den vorderen Schluß des *Circulus Willisii* bilden. Auf dem *Infundibulum* entspringt auf jeder Seite eine kleine *A. infundibuli*, die auf die Hypophyse zuläuft.

Das *Zwischenhirn* empfängt von caudal aus der bereits erwähnten *A. cerebralis posterior* die *Aa. chorioideae anteriores* — ein bis zwei Äste, die dem *Zwischenhirn* aufliegen und Richtung auf das *Ganglion habenulae* nehmen. Durch diese Gefäße werden außerdem noch möglicherweise die caudalen *Hemisphären* sowie die *Tela chorioidea anterior* und die *Epiphyse* versorgt.

Im vorderen Drittel des *Circulus Willisii* entspringt die *A. cerebralis media* Dendy (= *A. cerebri media* Hofmann), das Hauptgefäß der *Hemisphären*. Sie nimmt Richtung auf den vor-

Abb. 2. *Natrix natrix*. Schema der größeren Gehirngefäße. Ventralansicht. Von außen nicht sichtbare Venen sind durch unterbrochene Linien, von außen nicht sichtbare Arterien durch unpunktete Doppellinien dargestellt. Auf eine besondere Kennzeichnung der von einzelnen

Gehirnteilen verdeckten äußeren Gefäße wurde verzichtet.

A. aud. — A. auditiva interna; A. bas. — A. basilaris; A. big. — A. bigeminalis; A. car. cer. — A. carotis cerebialis; A. cer. med. — A. cerebralis media; A. cer. inf. — A. cerebralis inferior; A. cer. post. — A. cerebralis posterior; A. chiasm. — A. chiasmatica; A. inf. — A. infundibuli; A. mes. — A. mesencephalis; A. olf. sec. — olfactoria secundaria; A. ophth. — A. ophthalmica; A. spin. — A. spinalis lateralis; A. trig. — A. nervi trigonimi; V. cer. long. — Vena cerebralis longitudinalis; V. chiasm. — V. chiasmatica; V. hem. ant. — V. hemisphaerii anterior; V. inf. — V. infundibuli; V. med. post. — V. medullaris posterior; V. thal. — V. thalamencephali.

*V. med. sup.**V. med. ant.**V. cerebr.**V. big.**V. hem. post.**V. thal.**V. cer. sup.**V. cer. long.**Tela chor.**A. big.**A. chor. ant.**Plexus chor.**A. cer. inf.**A. cer. med.*

Abb. 3



deren Abschnitt des *Lobus olfactorius*, langsam dorsalwärts steigend. Dabei sendet sie fortlaufend Zweige auf die Dorsalfläche und in das Gebiet des *Striatum*. Auch die caudalen Bezirke des *Cortex* werden von der *A. cerebialis media* mit entsprechenden Gefäßen versorgt.

Fast an der gleichen Stelle wie die *A. cerebialis media* tritt die *A. cerebialis inferior* Dendy aus dem *Ramus anterior*. Sie läuft zwischen *Vorder-* und *Zwischenhirn* und scheint fast das *Ganglion habenulae* zu erreichen.

Aus dem Schluß des *Circulus Willisii* entspringt die *A. cerebialis anterior* Dendy, ein median-unpaarer Ast, der Richtung auf den Epiphysenschlauch nimmt, einen Zweig jedoch auch rostralwärts sendet. Am *N. opticus* verläßt die *A. ophthalmica* Hofmann mit dem Nerv zusammen das Gehirn. Sie stammt gleichfalls aus dem *Circulus*.

Die *A. olfactoria* Schlemm stellte in neun Fällen nur ein kleines unbedeutendes Gefäß zwischen den *Lobi olfactorii* dar. Es verschwand bald, während die bei Beddard (1905) und Lüdicke (1939) erwähnte Begleitarterie jederseits ausgebildet war. Sie folgte ventral dem *Lobus*, spaltete zu Beginn der terminalen Anschwellung auf und lieferte die *Aa. ethmoidales* Rathke. Dabei kann diese Begleitarterie am *Circulus* gemeinsam mit der *A. olfactoria* entspringen und dann abzweigen oder einen selbständigen Ursprung haben. Ob außerdem von rostral am *Lobus olfactorius* Arterien eintreten, ist unsicher, erscheint aber möglich. Der Austritt von Venen ist sicher beobachtet worden.

Dorsal befinden sich die *Vv. cerebrales superiores* Dendy in wechselnder Zahl, meist drei Gefäße auf jeder Seite. Der vierte Ast liegt als stärkster am weitesten caudal, teilweise von den *Hemisphären* verdeckt und sei als *V. hemisphaerii posterior* bezeichnet. Alle diese Gefäße führen in die median gelegene *V. cerebialis longitudinalis* (= *V. longitudinalis prosencephali* Gros-

Abb. 3. *Natrix natrix*. Schema der größeren Gehirngefäße. Dorsalansicht. Von außen nicht sichtbare Venen sind durch unterbrochene Linien, von außen nicht sichtbare Arterien durch unpunktirierte Doppellinien dargestellt. Auf eine besondere Kennzeichnung der von einzelnen Gehirnteilen verdeckten äußeren Gefäße wurde verzichtet.

A. big. — Arteria bigeminalis; A. cer. inf. — A. cerebialis inferior; A. cer. med. — A. cerebialis media; A. chor. ant. — A. chorioidea anterior; Plexus chor. — Plexus chorioideus; Tela chor. — Tela chorioidea; V. big. — Venae bigeminales; V. cereb. — V. cerebellaris; V. cer. long. — V. cerebialis longitudinalis; V. cer. sup. — Vv. cerebrales superiores; V. hem. post. — V. hemisphaerii posterior; V. med. ant. — V. medullaris anterior; V. med. sup. — V. medullaris superior; V. thal. — V. thalamencephali.

ser, Brezina), die an der *Epiphyse* in den *Sinus longitudinalis* mündet. Gebildet wird sie ventral am *Bulbus olfactorius* und steigt zu Ende der *Lobi olfactorii* in der Medianen auf die Dorsal-seite. Dabei empfängt sie ein bis zwei kleine Venen vom *Chiasma opticum* und nimmt in ihrem weiteren Verlauf die zwischen den *Hemisphären* hochziehenden *Vv. cerebrales interiores* auf. Bei einem Viertel der untersuchten Schlangen war die *V. cerebrealis longitudinalis* geteilt, dabei nahm der rostrale Teil dann Anschluß an die Venen, die am *Bulbus olfactorius* das Gehirn verließen.

Die Seiten des *Vorder- und Zwischenhirnes* führen ihr Blut durch je eine *V. thalamencephali* ab, deren Äste als *Vv. hemisphaerii anteriores* den entsprechenden der *A. cerebrealis media* ungefähr folgen. Diese Äste vereinigen sich und treten gemeinsam mit der *A. cerebrealis inferior* unter die *Hemisphären*. Hier mündet auch eine *V. chiasmatica*, die den rostralen Abschnitt des *Circulus Willisii* begleitet.

Die *V. thalamencephali* läuft auf die *Epiphyse* zu, vereinigt sich mit dem Gefäß der Gegenseite und den beiden großen *Vv. chorioideae anteriores* (= *Vv. chorideae anteriores* Dendy), die von der *Tela chorioidea* des *Vorderhirnventrikels* der entsprechenden Seite kommen (die beiden letztgenannten Gefäße fehlen in der Abbildung). Darauf münden diese Gefäße gemeinsam in die unpaare *V. terminalis* Dendy, die zum *Sinus longitudinalis* führt. Der rostrale Teil der *V. terminalis* ist unbedeutend und entspricht der Lage nach der *A. cerebrealis anterior*. In ihrem Endverlauf nimmt die *V. terminalis* von jeder Seite eine *V. dien-cephali superior* auf, die, von ventral kommend, an der Grenze von *Zwischen- und Mittelhirn* liegt (nicht in den Abbildungen). Dabei begleitet dieses Gefäß die rostralen Äste der *A. cerebrealis posterior* über dem *Zwischenhirn*.

In die *V. thalamencephali* führen außerdem je zwei *Vv. dien-cephali interiores* (fehlen in der Abbildung wegen ihrer geringen Größe). Eine von ihnen entspringt im Gebiet des *Nu. periventricularis*, die andere vor der *Tela chorioidea*.

Allgemein kann gesagt werden, daß der Verlauf der Arterien sehr konstant ist, während der der Venen häufig Abweichungen zeigt. Diese lassen sich jedoch leicht auf die Normalform zurück-führen.

Die Kapillarbezirke

Die Blutversorgung innerhalb des Gehirnes erfolgt bei Schlangen, wie bekannt, durch ein kontinuierliches dreidimensionales Kapillarnetz; größere Gefäße sind selten (vgl. Lüdick e 1939). Häufig wechseln Form, Dichte und Orientierung der Maschen innerhalb geringer Abstände. Jedes dieser kleinen, umgrenzbaren Areale weist dabei ein typisches Verhalten auf. Es zeigt sich, daß diese charakteristische Gefäßausbildung sich weitgehend mit bekannten Hirnkernen deckt und somit ein bestimmtes Gefäßsystem einem bestimmten Zentrum zuzuordnen ist. Rechte und linke Hirnhälfte verhalten sich dabei gleich.

Die Kapillardichte der *Medulla spinalis* ist gering, die *Ventralhörner* der *grauen Substanz* (244)¹⁾ weisen dabei höhere Werte auf als die dorsalen (214). Die *weiße Substanz* bleibt beinahe gefäßfrei (63). Die Zufuhr des Blutes erfolgt fast ausschließlich durch die *A. basilaris* (vgl. Abb. 4), die Ableitung übernimmt die *V. basilaris*.

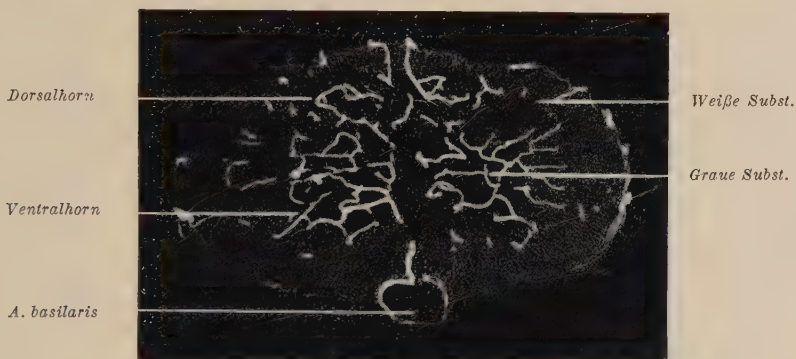


Abb. 4. *Natrix tessellata*. Querschnitt durch die *Medulla spinalis* kurz vor Übergang in die *Medulla oblongata*. Außen gefäßarme *weiße Substanz*, innen *graue Substanz*, dabei sind die *Ventralhörner* stärker durchblutet. Schnittdicke 100 μ ; lineare Verg. 37fach.

Beim Übergang in die *Medulla oblongata* nimmt die Gefäßdichte stetig zu, was zunächst besonders deutlich in den *Ventralhörnern* sichtbar wird. Bei gleichzeitigem Rückgang der *weißen Substanz* gewinnen die radiär eintretenden Kapillaren an Bedeutung.

¹⁾ Die eingeklammerten Zahlen geben die Gefäßdichte in μ pro (100 μ)³ Hirnsubstanz an. Es sind Durchschnittswerte von 5 geschlechtsreifen Tieren.

In der kaudalen *Medulla oblongata* treten uns gut unterscheidbar entgegen: dorsal der *Nu. funiculi posterioris* (291); es folgen schwächer durchblutet die *spinale Trigeminiwurzel* und der *Nu. spinalis trigemini* (231). Zahlreiche Kapillaren treten dabei von den Außenseiten ins Gehirn, ihr Lauf ist horizontal, quer zur Körperachse. Ventral liegt die gefäßreichere *Substantia reticularis* (271), hier ist keine besondere Orientierung wahrzunehmen. Gefäßarm bleiben der *Dorsalstrang* und der *Fasciculus longitudinalis medialis* (157), während die zentral gelegenen *Nu. fasciculi solitarii* (299) und der *Nu. vago-accessorius* (273) stärker versorgt werden. Auf Grund ihrer geringen Größe sind sie jedoch nicht sehr deutlich zu erkennen (Abb. 5). Querschnitt und Gefäßdichte der *Medulla oblongata* nehmen weiterhin zu, dabei bleiben für die Seiten die geradlinig eintretenden Kapillaren charakteristisch. Hier liegen *Radix descendens trigemini* (225) und *Nu. descend. trigemini*. Bei fortlaufender Betrachtung weiter vorn gelegener Querschnitte endet bald der *Nu. funiculi posterioris*. Dafür erscheint das Netz des *Nu. vagus* (290) seitlich und dorsal vom sich nun erweiternden *Zentralkanal*. Ventral zeigen sich bald im ein-

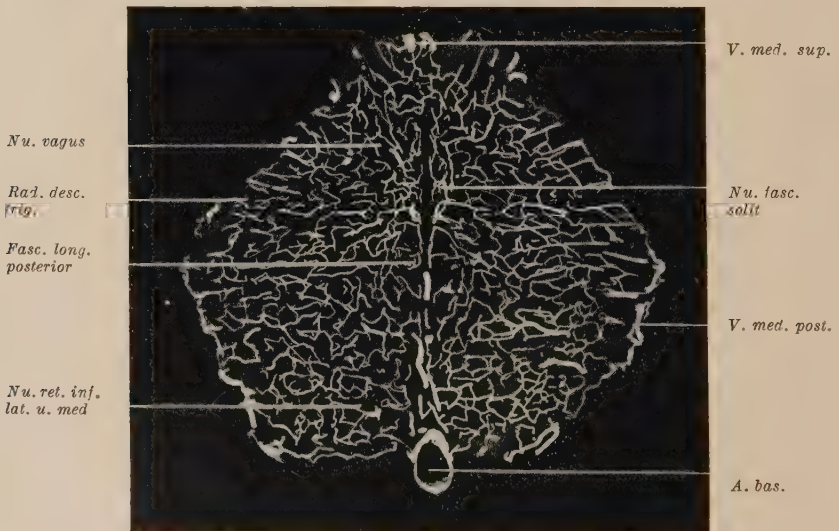


Abb. 5. *Natrix tessellata*. Querschnitt vor Öffnung der Rautengrube. Dorsal beginnt der *Nu. vagus*. Zentral ist das hintere Längsbündel (*Fasc. long. med.*) durch seine Gefäßarmut deutlich erkennbar, darüber der *Nu. fasciculi solitarii*. An den Seiten sind noch die eintretenden Kapillaren der *Radix descendens trigemini* charakteristisch. Ventral liegen die *Retikularis-Kerne*.

Vergr. 27fach.

heitlichen Gebiet der *Reticulariskerne* Gefäßverdichtungen an den Seiten: es sind die *Nu. lemnisci laterales* (296).

Die *Rautengrube* öffnet sich, die schwächer durchbluteten Seitenzonen verlieren an Umfang, und dorsal erscheinen die auffälligen, dichtmaschigen Felder der schwer differenzierbaren *Facialis-Acusticus-Kerne* (340). Bei großer Ausdehnung gehören sie zu den stärkst durchbluteten Zentren (Abb. 6). Hier liegt auch der gefäßreichste Kern des Reptiliengehirnes, der *Nu. cochlearis* (463) (vgl. Craigie 1949). Das *Cerebellum* erscheint in der *Molekularschicht* nur schwach von Kapillaren durchsetzt; die Gefäßdichte der *Körnerschicht* erreicht hohe Werte, die nachher im *Velum medullare anticum* wieder fallen. Dabei ist die Anordnung des Netzes sehr einheitlich aufsteigend gerichtet. In der *Medulla* treten dabei die Bezirke des *Nu. vestibularis lateralis* und des *Nu. vestibulo-cerebellous* (356) durch ihre Dichte hervor. Ventral sind die Verhältnisse gleichbleibend (Abb. 6, 7).

Rückblickend kann also von der *Medulla oblongata* gesagt werden, daß der dorsale Teil die stärker durchbluteten Zentren trägt. Die ventralen Gebiete sind sehr einheitlich, und die Seiten werden u. a. durch zahlreiche eintretende Kapillaren charakterisiert.

Die Durchschnittswerte des *Mittelhirns* liegen unter denen der rostralen *Medulla*. Es lassen sich nur wenige Zentren klar erkennen. Der *Fasciculus longitudinalis medialis* ist verschwunden. Eine sehr geringe Kapillardichte, die nur noch von den Faserzügen unterboten wird, zeigt das *zentrale Grau* (170). Dicht liegen die Netze der medianen *Oculomotoriuskerne* (321), ebenso die des *Ganglion interpedunculare* (301) und des *Nu. ruber* (323), dieser läßt sich jedoch nur schwer abgrenzen. Sonst tritt lediglich an den Seiten der *Nu. basalis nervi optici* (328) stärker hervor.

Dorsal erscheint das *Tectum opticum* mit sehr einheitlicher Ausbildung und regelmäßiger Anordnung der Kapillaren. Die *Corpora quadrigemina posteriora* sind nur schwach entwickelt und fallen durch ihr Gefäßnetz kaum auf (319) (vgl. Abb. 8).

Im *Tectum* lassen sich unschwer drei Zonen der Durchblutung unterscheiden: die äußere schmale, mit lediglich hindurchtretenden Kapillaren, deckt sich mit der *Opticusfaserschicht* (100). Darauf folgt die Zone der starken Verzweigung — bis zum *Stratum medullare profundum* reichend — hier liegen die Kapillaren dicht (314) und zeigen wie auch die schwächer durchblutete innere Zone

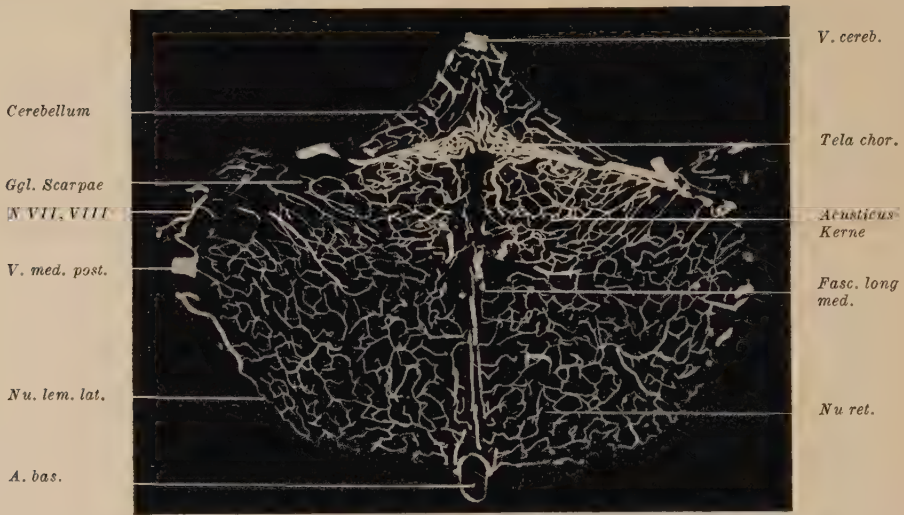


Abb. 6. *Natrix tessellata*. Querschnitt zu Beginn des Cerebellum. Unter der Tela chorioidea sind die dorsalen Acusticus-Kerne deutlich sichtbar, seitlich liegt das gefäßarme Ganglion Scarpae, dessen Hinweislinie 6 mm zu lang ist. Ventral liegen Nu. lemnisci lateralis und Nu. reticularis. Lineare Vergr. 27fach.



Abb. 7. *Natrix tessellata*. Querschnitt auf der Höhe des Cerebellum. Im Cerebellum finden [sich hauptsächlich aufsteigende Gefäße, darunter liegt das enge Netz des Nu. vestibulo-cerebellousus. Rechts Austritt des N. trigeminus. Ventral der Nu. reticularis magnocellularis. Lineare Vergr. 27fach.

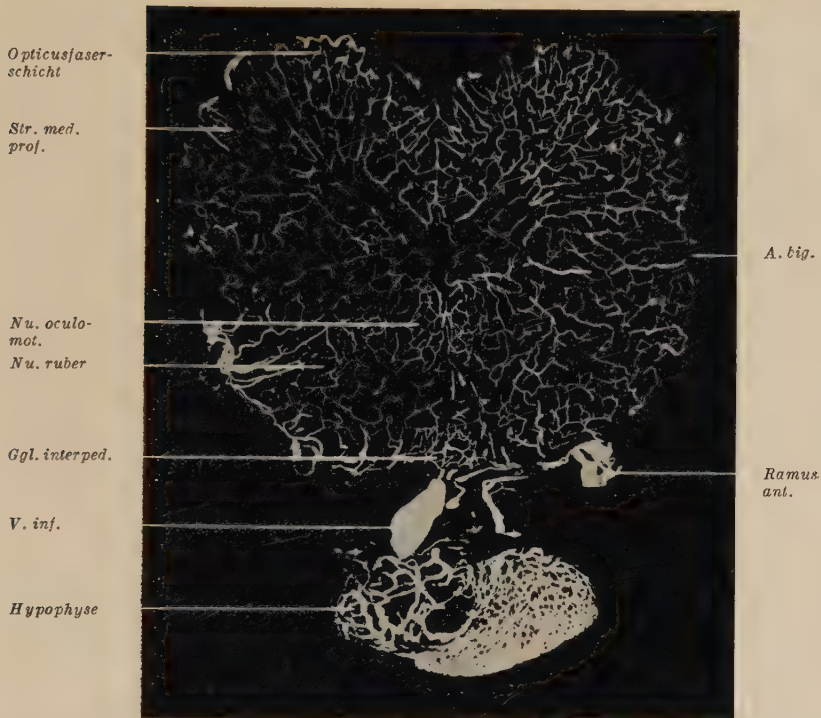


Abb. 8. *Nutrix tessellata*. Querschnitt durch Mittelhirn und Hypophyse. Das *Tectum opticum* zeigt eine deutliche Schichtung: außen liegen die gefäßarmen Opticusfasern; darunter erfolgt zum *Stratum medullare profundum* eine Verdichtung, die zum Zentrum hin wieder abnimmt. Im ventralen Mittelhirn erscheint der *Nu. oculomotorius*, kenntlich durch enge Maschen. Seitlich davon sieht man den *Nu. ruber*, ventral das *Ganglion interpedunculare*. Lineare Vergr. 27fach.

(234) eine radiäre Anordnung. Diese Verhältnisse bleiben über das ganze *Tectum* hin erhalten.

Beim Übergang zum *Zwischenhirn* steigt die durchschnittliche Gefäßdichte wieder an, um in diesem einen zweiten Höhepunkt zu erreichen. Es zeigen sich hier große Unterschiede innerhalb kleiner Räume, und wieder sind es die dorsalen Partien, deren Blutreichum so auffällig ist. Deutlich treten die aufsteigenden Gefäße im *Ganglion habenulae* (294) hervor, die gleiche Lage weisen sie übrigens auch im darunterliegenden *Nu. anterior medialis* (228) auf. Dorsal und an den Seiten erscheinen innerhalb der *Opticusfasern* fast keine Kapillaren (69). Nach innen folgt jedoch darauf die stärkst durchblutete Zone dieses Gehirnschnittes: das *Ganglion geniculatum laterale* (437). Die Gefäße bilden hier sehr stark verschlungene Netze, die weiter nach innen

von etwas grobmaschigeren abgelöst werden. An der Anordnung der Kapillaren läßt sich aber kein Unterschied feststellen, lediglich der ventrale Teil des *Nu. lateralis* erscheint abgrenzbar (352).

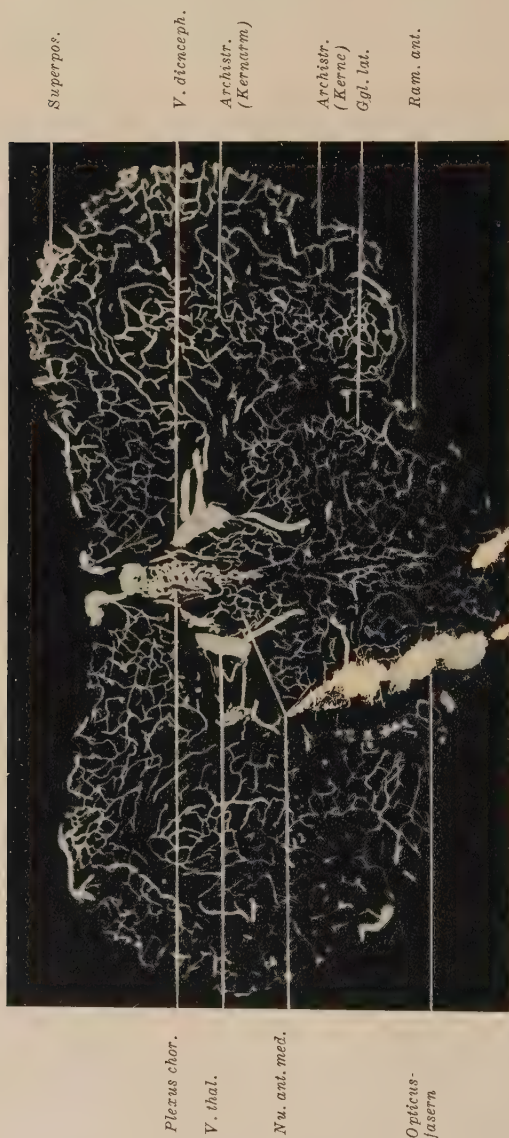


Abb. 9. *Natrix tessellata*. Querschnitt durch das Vorder- und Zwischenhirn. Im Cortex erscheint die *Superposita* als kleines, engmaschiges Gebiet. Das stark ausgebildete *Archistriatum* zeigt eine äußere gefäßarme Zone — reich an Ganglienzellen — und eine innere zellarme mit dichtem Kapillarnetz. Im Zwischenhirn ist der *Nu. anterior medialis* und das *Ganglion geniculatum laterale* noch eben erkennbar. Das sezernierende Ependym am Ventrikel endet. Die Opticusfasern erscheinen fast gefäßfrei. Lineare Vergr. 27fach.

nicht aber der *Nu. rotundus* (289), *Nu. anterior lateralis* (300) und *Nu. lentiforme* (29!) (vgl. Abb. 9).

Ventral zeigen *Nu. mammillaris* (222), *Nu. hypothalamus* (224)

d *Nu. periventricularis* (202) fast die gleiche geringe Durch-
 utung. Am Ventrikel hebt sich hier die engumgrenzte Zone des
 sezernierenden *Ependyms* (Scharrer, 1933) stark ab (503). Wie

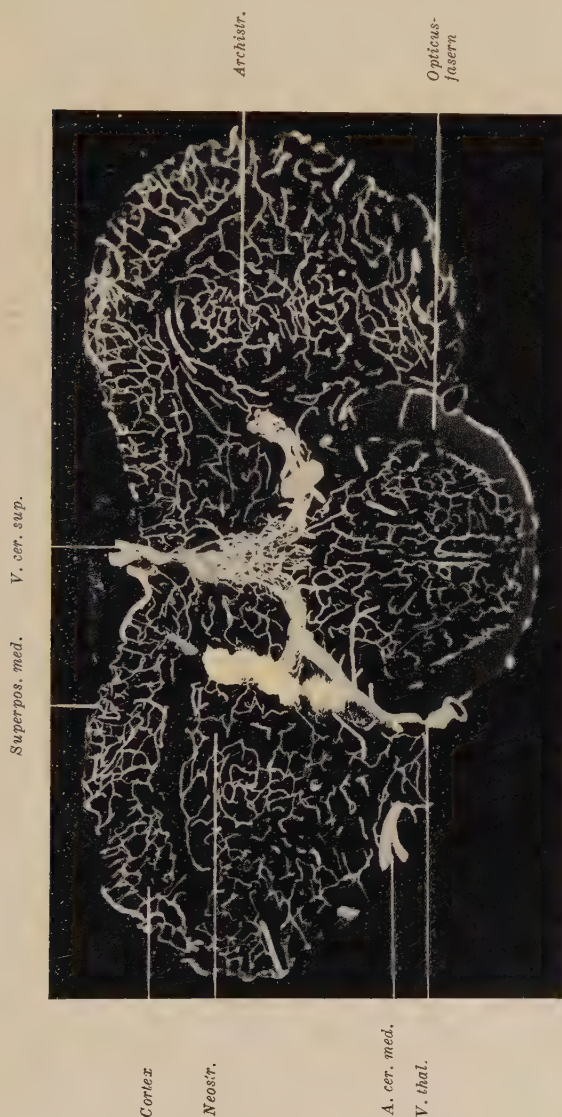


Abb. 10. *Natrix tessellata*. Querschnitt durch das Vorderhirn in Höhe des *Foramen Monroi*. Im *Cortex dorsalis* fällt die Gefäßverdichtung in der *Superpositio medialis* auf. Über dem *Plexus* und der *Tela chorioidea* liegt die schwachdurchblutete *Pars supracolaminaris septi*. Links beginnt das *Neostriatum*; das *Archistriatum* wird schwächer. Die Opticusfasern zeigen fast keine Gefäße. Lineare Vergr. 27fach.

zu erwarten, liegen hier die großlumigen Kapillaren in einer
 schmalen Lage dichter als sonst irgendwo im Gehirn.

Die Ausdehnung, besonders der dorsalen Gebiete, ist nicht groß.
 Länger erkennbar bleiben das *Ganglion geniculatum laterale*, der

Nu. mammillaris und *Nu. periventricularis*. Mit abnehmendem Querschnitt fällt die Gefäßdichte schnell ab (Abb. 10).

Interessant sind die Verhältnisse im *Vorderhirn*. Dieses ist bei den Schlangen größtmäßig stark entwickelt, zeigt aber eine sehr geringe durchschnittliche Gefäßdichte — die niedrigste des ganzen Gehirnes.

Das *Archistriatum* erscheint mächtig ausgebildet mit zwei auffallenden Gebieten: zentral ein enges gleichmäßiges Netz (268), das scharf gegen die großmaschigen Kapillaren der umgebenden Substanz (157) abgegrenzt erscheint. Dabei ist dieser Zentralteil fast frei von Ganglienzellen, während im schwachdurchbluteten Rande die Zellen in dichter Packung liegen (Abb. 9).

Im *Cortex* finden wir allgemein ein lockeres, einheitliches Netz (188), in dem dorsal plötzlich eines der dichtesten Kapillargebiete liegt. Diese stark differenzierte Zone zieht sich über das ganze *Vorderhirn* fast bis zum Beginn der *Lobi olfactorii*. Es handelt sich um die *Superpositio medialis* (348) und die *Ammons-pyramiden*. *Neostriatum* (167), *Palaeostriatum* (212) und *Septum* (187) zeigen keine starke Gefäßversorgung (Abb. 10, 11). Eine geringe Verdichtung ist lediglich im *Septum* am *Nu. lateralis* und *medialis septi* wahrzunehmen. Die *Commissura anterior* ist, wie zu erwarten, nahezu kapillarfrei (55). Ventral heben sich der *Nu. praeopticus* und *supraopticus* (223) etwas hervor.

Der Übergang zu den *Lobi olfactorii* ist kontinuierlich, die Werte sinken und erreichen ein Minimum, um in der terminalen Anschwellung wieder zuzunehmen. Dabei ist das Netz der Zone der großen *Mitralzellen* dichter, während die *Formatio bulbaris* arm an Kapillaren bleibt (Abb. 12).

Die höchsten Werte finden sich bei den untersuchten Schlangen — wie aus der Tabelle ersichtlich — im Bereich der *Vestibularkerne* und des *Ganglion geniculatum laterale* sowie der *Ammons-pyramiden*, während alle Faserzüge extrem gefäßarm bleiben.

Die von 5 Serien dargestellten Durchschnittswerte der einzelnen Schnitte zeigten eine gute Übereinstimmung untereinander; eine dieser Kurven wird hier abgebildet. Es treten sofort die Größenunterschiede der Durchblutung innerhalb des Gehirnes deutlich hervor, ohne daß die einzelnen Zentren dabei besonders zum Ausdruck kommen (Abb. 13). Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß in der Kurve die maximalen Werte der Tabelle nicht erreicht



Abb. 11. *Natrix tessellata*. Querschnitt durch das Vorderhirn. Das schwach durchblutete *Neostriatum* ist deutlich zu erkennen. Septum und Basalteil zeigen ein einheitliches Netz. Lineare Vergr. 27fach.

werden, da sich die Kurve auf den Durchschnittswert des Gesamtquerschnittes beziehen.

Bei Untersuchungen an *Lacerta agilis* fiel die Abhängigkeit der Gefäßdichte von der Größe der Tiere auf. Leider stand bei den Schlangen nur eine einzige fehlerfreie Serie eines Jungtieres von

3 g zur Verfügung, während die anderen Schlangen wesentlich schwerer waren, so daß Zwischenwerte fehlen.

In gewissen Grenzen scheint bei den Schlangen eine Abhängigkeit der Gefäßdichte des Gehirnes vom Körpergewicht zu bestehen. Mit zunehmendem Gewicht sinkt die Dichte der Hirnkapillaren. Andererseits fällt bei den großen Tieren ein leichter Anstieg der Werte mit Gewichtszunahme auf. Ob allerdings im Verlauf der Entwicklung ein Minimum auftritt, kann z. Z. nicht beurteilt werden, da die Zahl der untersuchten Tiere zu klein ist.

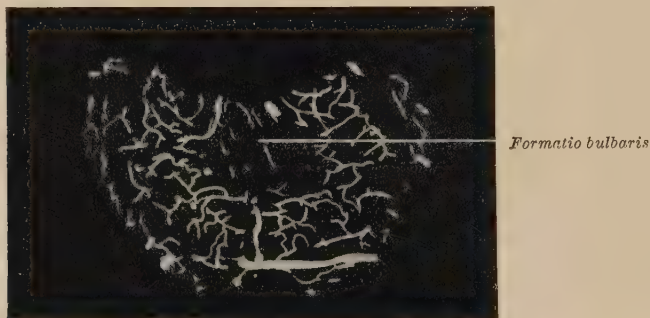


Abb. 12. *Natrix tessellata*. Querschnitt durch den Bulbus olfactorius. Die *Formatio bulbaris* bleibt fast gefäßfrei, während die Zone der großen Mitralzellen stark durchblutet ist.

Lineare Vergr. 27 fach.

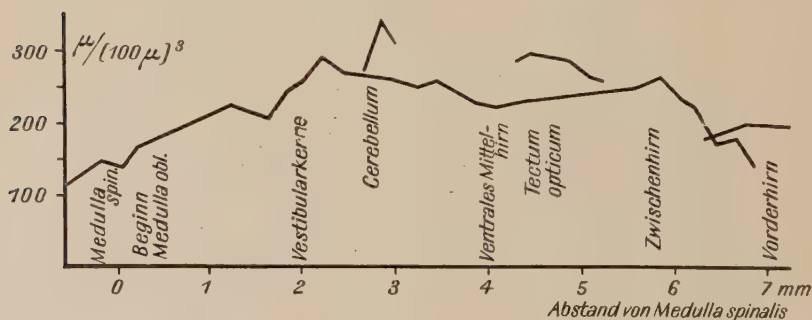


Abb. 13. Die Durchblutung des Gehirnes von *Natrix natrix*, dargestellt in der Kapillarlänge in μ auf (100μ) Nervengewebe.

Ergebnisse der Untersuchungen

1. Die *Medulla oblongata* erhält ihr Blut durch die *A. basilaris*, *A. auditiva interna*, *A. nervi trigemini* und möglicherweise *A. spinalis lateralis*. Die Ableitung erfolgt durch die große *V. medullaris* mit ihren Ästen, *V. medullaris anterior* und *posterior*, sowie *V. medullaris superior*.

2. Das *Mittelhirn* und das *Cerebellum* werden durch die *Rami posteriores* und die *A. bigeminalis* versorgt. Dorsal sammelt die *V. bigeminalis interior* die *Vv. bigeminales* und führt zum *Sinus longitudinalis*, ventral ist die *V. infundibuli* das ableitende Gefäß.
3. Die Arterien des *Vorder-* und *Zwischenhirnes* sind jederseits ein *Ramus anterior*, eine *A. chorioidea anterior*, *A. cerebralis media*, *A. cerebralis inferior* und die unpaare *A. cerebralis anterior*. Außer einigen kleineren Gefäßen am *Lobus olfactorius* führen sämtliche Venen dieser Gehirnabschnitte ihr Blut über den *Sinus longitudinalis* ab. Es sind dabei zwei Systeme zu unterscheiden: a) dorsal die *V. longitudinalis cerebri* mit den *Vv. cerebrales superiores* und *interiores*, hierher gehört auch die *V. hemisphaerii posterior*; b) von ventral kommend die *V. thalamencephali* mit der *V. chiasmatica*, *V. hemisphaerii anterior*, *V. chorioidea* und *V. terminalis*.
4. Bei den Venen lassen sich häufig Abweichungen von der Norm feststellen.
5. Charakteristische Kapillargebiete decken sich weitgehend mit bekannten Hirnkernen.
6. Rechte und linke Hirnhälfte verhalten sich gleich.
7. Die Gefäßdicke nimmt beim Übergang der *Medulla spinalis* in die *Medulla oblongata* zu.
8. Die dorsalen Teile der *Medulla oblongata* enthalten die stärker durchbluteten Kerne, besonders im Gebiet des *N. facialis-acusticus*. Die Ventralseite besitzt ein einheitliches Netz.
9. Das Gefäßnetz des *Tectum opticum* zeigt eine Schichtung. Im ventralen Teil des *Mittelhirnes* sind nur wenige Zentren durch die Dichte ihres Kapillarnetzes kenntlich.
10. Der Dorsalteil des *Zwischenhirnes* ist stark durchblutet.
11. Die Gefäßdicke des *Vorderhirnes* ist gering. Starke Verdichtung findet sich nur im *Archistriatum* und in der *Superpositio medialis*.
12. Die stärkste Durchblutung zeigt das sezernierende *Ependym* des *Zwischenhirnventrikels*. Von Gehirnkernen hat der *Nu. cochlearis* das engste Netz, es folgen das *Ganglion geniculatum laterale* und die *Superpositio medialis*.
13. Alle Faserzüge sind extrem gefäßarm.
14. Es scheint eine Abhängigkeit der Gefäßdicke vom Körpergewicht zu bestehen.

Tabelle

Gewicht in g	3	36	42	53	57	64
Nu. funiculi post.	406	275	291	305	328	258
Nu. vagoaccessorius	378	301	270	220	289	283
Nu. hypoglossus	596	318	363	336	365	315
Nu. vagus	465	320	290	246	315	281
Nu. vestibularis	509	321	299	333	394	357
Nu. cochlearis	—	406	463	450	613	—
Nu. vestibulo-cereb.	—	373	328	377	318	385
Corpora quadrigemina	498	301	333	329	320	314
Nu. oculomotorius	484	320	294	298	372	323
Nu. ruber	494	312	344	347	302	311
Ggl. interpedunculare	—	265	278	285	333	345
Tect. opt. kernfrei	131	88	120	105	78	109
Tect. opt. — Str. med.	392	293	326	324	300	326
Tect. opt. zentral	280	215	218	240	252	244
Ggl. habenulae	—	299	253	323	313	282
Nu. lateralis	525	364	327	348	362	360
Ggl. geniculatum lat.	652	—	—	405	436	469
Secern. Ependym	823	475	300	700	500	540
Cortex dorsalis	294	169	206	186	205	176
Superpositio med.	506	338	356	295	365	384
Septum	254	184	182	199	187	183
Neostriatum	291	156	146	186	171	177
Archistriatum, Kerne	260	173	158	150	161	141
Archistriatum, kernfrei	445	251	249	299	288	255
Fasc. long. med.	—	183	129	143	180	151
Opticusfasern	—	85	49	77	62	71

Gefäßdichte einiger Hirnzentren bei *Natrix natrix*. Als Maßeinheit dient die Gefäßlänge in μ pro $(100 \mu)^3$ Gehirnssubstanz.

Die Blutversorgung im Gehirn der Schlangen

Zusammenfassung

Es werden die Arterien und Venen des Gehirns bei *Natrix natrix* und *tesselatus* beschrieben. Die Lage einiger bekannter Hirnkerne wird mit charakteristischen Kapillarbezirken verglichen und deren Gefäßdichte ermittelt.

Краткое содержание

Описывается состояние артерий и вен у *Natrix natrix* и *tesselatus*. Положение некоторых известных мозговых ядер сравни-

ваются с более характерными пределами капилляров с одновременным исследованием плотности их сосудов.

Summary

The arteries and veins in the brain of *Natrix natrix* and *tesselatus* are described. The position of some known cerebral nucle is compared with characteristic capillary regions, and the density of their vessels is determined.

Résumé

On décrit les artères et veines du cerveau du *Natrix natrix* et *tesselatus*. La position de quelques noyaux cérébraux connus est comparée à des régions capillaires caractéristiques et leur densité vasculaire est déterminée.

Literatur

1934: Abbie, A. A. The morphology of the fore-brain arteries, with special references to the evolution of the basal ganglia. *J. Anat. London* **68** p 433—470. 1905: Beddard, F. C. A contribution to the knowledge of the encephalic arterial system in Sauropsida. *Proc. zool. Soc. London* **2** p 59—70. 1907: Bruner, H. L. On the cephalic veins and sinusses of Reptilia with a description of a mechanism for raising the venous blood pressure in the head. *Amer. J. of Anat.* **7** p 1—117. 1937: ten Cate, J. Physiologie des Zentralnervensystems der Reptilien. *Ergebn. Biol.* **14** p 225—279. 1937: Craigie, H. The comparative anatomy and embryology of the capillary bed of the central nervous system. *Proc. Assoc. Research in Nervous and Mental Disease.* **18** p 3—28. 1949: Craigie, H. Vascularisation in the brains of Reptiles. V. Notes on some Snakes and Lizards. *Anales del Instituto de Biologia.* **20** p 427—439. 1912: O'Donoghue, H. The circulatory system of the common Grass-snake. *Proc. zool. Soc. London.* **2** p 612—647. 1931: Frederikse, A. The Lizards brain. *Diss. Univ. Amsterdam.* 1895: Grosser, O. und Brezina, E. Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. *Gegenbaurs Jb.* **23** p 289—323. 1900: Hofmann, M. Zur vgl. Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. *Z. Morph. u. Anthropol.* **2** p 248—322. 1901: Hofmann, M. Zur vgl. Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. *Z. Morph. u. Anthropol.* **3** p 239—299. 1933: Kappers, A. C. U. The forebrain arteries in Plagiostomes, Reptiles, Birds and Mammals. *Proc. Kon. Akad. Wetens. Amsterdam.* **36** p 52—62. 1936: Kappers, A. C. U. Huber and Crosby. The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including man. New York. The Macmillan Co. 1933: Kornmüller, A. E. Bioelektrische Erscheinungen archi-

tektonischer Felder. Eine Methode der Lokalisation auf der Großhirnrinde. Dtsch. Z. Nervenheilk. **130** p 44—60 1935: Kornmüller, A. E. Die bioelektrischen Erscheinungen architektonischer Felder der Großhirnrinde. Biol. Rev. Cambridge phil. Soc. **10** p 383—426. 1940: Lüdiche, M. Über die Kapillargebiete des Blutgefäßsystems im Kopf der Schlangen. Z. Morph. Ökol. **36** p 401—445. 1939: Pfeifer, R. A. Die angioarchitektonische areale Gliederung der Großhirnrinde. Z. Neurobiol. **167** p 579—581. 1934: Pickworth, F. A. New method of investigating the brain capillaries and its application to the study of the brain. J. Anat. Cambridge **63** p 62—71. 1938: Rathke, H. Dritter Bericht des naturwissenschaftlichen Seminars in Königsberg, nebst einer Abhandlung über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Königsberg. 1856: Rathke, H. Bemerkungen über die Carotiden der Schlangen. Denkschr. Wien. Akad. Wiss. Math. naturwiss. Kl. **12**. 1933: Scharrer, E. Erklärung scheinbar pathologischer Zellbilder im Nu. paraventricularis. Z. ges. Neur. u. Psych. **145** p 462—470. 1827: Schlemm, Anatomische Beschreibung des Blutgefäßsystems der Schlangen. Treviranus Z. Physiol. **2** p 107—114. 1920: Shellshear, J. L. The basal arteries of the forebrain and their functional significance. J. Anat. **55** p 27—35. 1933: Shellshear, J. L. The arterial supply of the cerebral cortex. Proc. Kon. Akad. Wetens. Amsterdam. **36** p 700—709. 1931: Warner, F. J. The cellmasses in the Thelencephalon and Diencephalon of the Rattle-snake *Crotalus atrox*. Proc. Kon. Akad. Wetens. Amsterdam. **34** p 1156—1163. 1935: Warner, F. J. The Medulla of *Crotalus atrox*. J. Nerv. Ment. Dis. **81** p 239—299.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg an der Lahn
Direktor: Prof. Dr. A. Benninghoff

Der Einfluß der funktionellen Beanspruchung auf die Feinstruktur der Sehne

Von

H. Rollhäuser

Mit 2 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 4. November 1952)

Der Feinbau der kollagenen Fasern ändert sich mit zunehmendem Lebensalter. In jugendlichem Sehnengewebe liegt noch eine lockere Micellarstruktur vor, in ausgereiftem Zustand ist das Micellgefüge deutlich verdichtet und gefestigt. Während im jungen Kollagen die gering geordnete Intermicellarsubstanz weit überwiegt, bauen sich mit fortschreitender Ausreifung mehr und mehr relativ gut orientierte Micellsysteme auf, wobei die intermicellare Komponente weiter zurückgedrängt wird (Rollhäuser 1952). Der Alterungs- oder Reifungsprozeß geht also mit einer wachsenden Einordnung der Proteinketten in straff gefügte Kristallite einher. Der makroskopisch faßbare Ausdruck dieses Vorgangs ist die Zunahme der Zugfestigkeit, die bei gealterten Sehnen etwa doppelt so hoch ist wie bei jugendlichen (Rollhäuser 1950 a). In demselben Maße, wie die micellare Ordnung und damit die Zugfestigkeit steigt, erniedrigt sich der Wassergehalt, ein Befund, der sich dadurch erklärt, daß die lockere Intermicellarsubstanz quellungsbereiter ist als das straffe Micellgerüst.

Auch beim Altern unbelebter Kolloide kommt es mit der allmählichen Verringerung des kolloidalen Quellungsgrades zu einer wachsenden Ordnung im micellaren Bereich. Es handelt sich also hierbei um eine „Selbstordnung“. Ganz analog kann man auch von einer Selbstordnung des Kollagens sprechen. In diese Richtung deuten u. a. die Befunde von Nageotte (1930) und Huzella (1932), die nach Zusatz von Salzen zu einer filtrierten Kol-

lagenlösung die Entstehung feinsten Fibrillen beobachteten. Diese Fibrillen sind bezüglich ihrer elektronenoptisch sichtbaren Querstreifung von den nativen Kollagenfibrillen nicht zu unterscheiden (Bahr 1950).

Mag auch vieles für eine Selbstordnung des Kollagens sprechen, so fragt es sich doch, ob dieser Prozeß für den Micellaufbau bei der Ausreifung des Kollagens allein verantwortlich ist. Es wäre denkbar, daß die Zugspannung, also die funktionelle Belastung, zusätzlich zur Steigerung der micellaren Ordnung beiträgt. Die Zugspannung übt einen richtenden Einfluß auf die Kettenmolekeln aus, es entsteht eine „vorgeordnete“ Struktur, womit die Bedingungen zur Eingliederung der Ketten in einen Micellverband erleichtert werden. Im Falle des Sehnenkollagens könnten also zwei Momente zusammentreffen: 1. eine der Substanz innewohnende Tendenz zur Selbstordnung und 2. die von außen wirkende Zugspannung, die über die Selbstordnung hinaus eine Vermehrung der Micelle hervorriefe und aufrecht erhalte.

Wenn die Zugspannung tatsächlich die Micellbildung steigern sollte, so bedeutete dies doch, daß sich ein Muskel bei der Hypertrophie selber eine zugfestere Sehne schaffen könnte. Umgekehrt müßte bei einer Inaktivitätsatrophie des Muskels auch die Reißfestigkeit der Sehne geringer werden, da mit dem Rückgang der strukturerhaltenden Zugspannung die Micelle abgebaut werden könnten. Wir hätten dann ein weiteres Beispiel für die Tatsache, daß in einem funktionellen System alle Glieder aufeinander abgestimmt sind und gleichsinnig reagieren. Da solche Anpassungsvorgänge im submikroskopischen Bereich ablaufen, brauchen mikroskopische Veränderungen nicht unbedingt in Erscheinung zu treten.

Die Fragestellung lautet also: Ist die Verbesserung der Feinbauordnung ein Vorgang, der sich unabhängig von äußeren Einflüssen bei der Alterung des Kollagens zwangsläufig vollzieht, oder ist der Ordnungsgrad zusätzlich an die funktionelle Beanspruchung gebunden? Konkret ausgedrückt: Kommt es bei herabgesetzter Funktion zu einer Lockerung der Feinstruktur, stellt sie sich bei normaler Belastung wieder her und laufen diese Umbauprozesse, wenn sie überhaupt auftreten, in jungen und ausgereiften Sehnen gleichförmig ab? Zur Klärung dieser Fragen wurden die vorliegenden Untersuchungen durchgeführt.

Material und Methodik

Die Versuche wurden mit der Achillessehne von 10 jungen und 18 ausgewachsenen Meerschweinchen vorgenommen. In Vorversuchen wurde bei drei Tieren die Sehne des rechten Beins direkt über dem Calcaneus durchtrennt. Die intakte linke Achillessehne diente als Kontrolle. Nach sieben und zehn Tagen wurden die Sehnen beiderseits entfernt, sofort nach Entnahme 100 μ dicke Gefrierschnitte angefertigt und in physiologischer Kochsalzlösung auf dem Objektträger polarisationsoptisch untersucht. Es zeigte sich aber, daß nach Durchschneidung die mikroskopische wie die submikroskopische Struktur zu stark verändert wird. Die Fasern der gekappten Sehne waren deutlich in Auflösung begriffen und feinfibrillär zerfallen. Sie wiesen einen erheblichen Rückgang der Doppelbrechung auf, der zum Teil auf verstärkte und unregelmäßige Wellung der Fasern zurückzuführen ist. Aus diesem Grunde wurde eine schonendere Methode angewandt, und zwar die Durchtrennung des rechten Ischiadicus kurz nach seinem Austritt aus dem Becken. Damit war der Gastrocnemius vollständig gelähmt und die Sehnenspannung herabgesetzt. Bei acht Versuchstieren wurde der Ischiadicus durch Vereisung mit Kohensäureschnee temporär gelähmt. Auf diese Weise konnten die Veränderungen der Sehne beiiedereinsetzender Funktion nach etwa 4 bis 6 Wochen untersucht werden. Diese letzte Methode hat sich für unsere Zwecke am besten bewährt.

Die Änderungen der Feinstruktur wurden polarisationsoptisch verfolgt. Als Maß für die micellare Ordnung gilt die Stärke der Doppelbrechung, die mit dem Kompensator nach Berek (Meßbereich über zwei Ordnungen) bestimmt wurde. Zur Ermittlung der Eigendoppelbrechung wurden die Sehnenschnitte in 4-prozentigem Formol fixiert, nach Wässerung an der Luft getrocknet und dann mit Flüssigkeiten von steigender Brechzahl imbibiert. Das Minimum der Doppelbrechung war ziemlich genau bei Einschluß in Kanadabalsam ($n=1,535$) erreicht.

Da die Stärke der Doppelbrechung bei gleicher Schnittdicke u. a. vom Wassergehalt des Gewebes abhängt, mußte dieser in jedem Falle bestimmt werden. Für kleine und leichte Objekte wie Meerschweinchen-sehnen hat sich folgendes Verfahren gut bewährt: Ein Teil der Sehnen wird unmittelbar nach ihrer Entfernung auf einer Analysenwaage mit Luftdämpfung und Fernrohrablesung frisch gewogen. Das spezifische Gewicht wird durch eine Schwimmprobe in CuSO_4 -Lösung bestimmt, und deren Dichte mit der Mohrschen Waage gemessen. Nach kurzer Wässerung Trocknung (48 Stunden) bei 100° C im Trockenschrank. Wägung der wasserfreien Sehnen. Der Wassergehalt ist dann die Differenz von Frischgewicht und Trockengewicht. In Prozenten des Frischvolumens ausgedrückt:

$$\text{Wassergehalt} = \frac{\text{Frischgewicht} - \text{Trockengewicht}}{\text{Frischvolumen}} \cdot 100,$$

wobei Frischvolumen = Frischgewicht : spez. Gewicht.

Mit ausreichender Genauigkeit läßt sich der prozentuale Wassergehalt durch alleinige Ermittlung des spezifischen Gewichts im frischen Zustand

(s_{fr}) berechnen, da das spezifische Gewicht nach Trocknung (s_{tr}) ziemlich konstant 1,4 g/cm³ beträgt. Es ist dann:

$$\text{Wassergehalt} = \frac{s_{tr} - s_{fr}}{s_{tr} - 1} \cdot 100 = (1,4 - s_{fr}) \cdot 250 (\%).$$

Die Stärke der Doppelbrechung hängt ferner von der Ausrichtung der Micelle in der Faserachse ab. Bei Entspannung der Sehne kann ein Rückgang der Doppelbrechung auf Desorientierung der Micelle beruhen. Um diesen Faktor auszuschließen, wurden entlastete wie Kontrollsehnen mit dem Mikrodehnungsapparat nach W. J. Schmidt unter dem Mikroskop um 6% gereckt und der Anstieg der Doppelbrechung gemessen.

Sämtliche Schnitte wurden zunächst in frischem Zustand untersucht, dann nach Fixierung in 4-prozentigem Formalin, anschließend nach 48-stündiger Imbibition in Kanadabalsam ($n=1.535$). Von jeder Sehne wurden 5 Schnitte auf einen Objektträger aufgezogen, und jeder Schnitt an 20 verschiedenen Stellen gemessen, so daß die Werte der nachfolgenden Tabellen das Mittel aus je 100 Einzelmessungen darstellen.

Befunde

Bei acht jungen und zehn ausgewachsenen Meerschweinchen wurde die entspannte Achillessehne bezüglich der Stärke der Doppelbrechung mit der normalen Sehne der Gegenseite verglichen. Die Untersuchung erfolgte in verschiedenen langen Intervallen nach der Durchschneidung des Ischiadicus. Die Befunde sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Da die Schnittdicke in jedem Fall 100 μ beträgt, ist nicht die absolute Doppelbrechung, sondern der Gangunterschied I' angegeben. (Die absolute Doppelbrechung $n_a - n_o$ bzw. $n_e - n_o$ erhält man durch Division des Gangunterschiedes durch die Schnittdicke 100 000 m μ .)

Bei weiteren acht Tieren, zwei jungen und sechs ausgewachsenen, wurde der rechte Ischiadicus temporär gelähmt. Die Befunde gibt Tabelle 2 wieder. Auf die Bestimmung der Eigendoppelbrechung wurde in dieser Versuchsreihe verzichtet, da diese gemäß den vorigen Ergebnissen in allen Fällen etwa 60% der Gesamtdoppelbrechung ausmacht.

Aus der Tabelle 1 ist ersichtlich, daß bei ausgewachsenen Tieren nach Entspannung der Sehne der Wassergehalt gewissen Schwankungen unterworfen ist. Bereits am 3. Tag nach der Nervendurchschneidung ist er um 2,5% vermehrt. Die Wassereinlagerung nimmt dann an den folgenden Tagen noch weiter zu und erreicht am 12. Tag ein Maximum mit einer Erhöhung um ca. 3,5% gegenüber der normalen Sehne. Am 20. Tag nach der Entlastung der Sehne ist die Wassereinlagerung wieder im Abklingen begriffen.

Es findet sich nur noch eine Vermehrung um rund 2%, die bis zum 35. Tag noch weiter auf 1% absinkt.

Tabelle 1

Nr.	Gewicht der Tiere (g)	Untersuchung- n. Lähmung (Tage)	Wassergeh. der frischen Sehne (%)		Gangunterschied Γ in $m\mu$					
			nor- mal	ent- lastet	frische Schnitte		fix. Schnitte		Kanadabalsam	
					nor- mal	entlastet	nor- mal	entlastet	nor- mal	entlastet
1	490	3	76.2	78.7	668	571	657	559	410	348
						=85,5%		=85%		=85%
2	460	4	76.2	79.3	686	598	678	593	436	380
						=87.2%		=87.4%		=87.2%
3	530	7	75.0	78.1	690	498	676	495	465	338
						=72.3%		=73.2%		=72.7%
4	520	7	77.0	79.5	675	499	667	502	434	326
						=74.0%		=75.3%		=75.2%
5	540	12	74.8	78.1	678	433	672	441	457	300
						=64.0%		=65.5%		=65.6%
6	480	12	76.8	80.4	668	410	615	399	420	270
						=61.4%		=65.0%		=64.3%
7	480	16	75.4	77.8	693	543	682	542	406	322
						=79.1%		=79.4%		=79.3%
8	490	20	74.6	76.5	682	550	670	571	419	354
						=80.5%		=85.3%		=84.5%
9	520	27	75.3	76.4	692	556	688	556	422	340
						=80.4%		=81.0%		=80.5%
10	560	35	76.0	77.2	656	527	605	518	382	322
						=80.4%		=85.6%		=84.3%
11	180	2.5	78.7	79.2	470	384	466	380	289	234
						=81.7%		=81.6%		=81.0%
12	210	3	81.1	81.8	554	454	539	442	320	262
						=82.0%		=82.0%		=81.9%
13	220	4	78.2	78.7	564	519	554	510	326	300
						=92.0%		=92.0%		=91.9%
14	210	7	77.8	78.0	573	510	556	503	336	303
						=89.0%		=90.4%		=90.2%
15	190	9	79.0	79.6	485	441	468	430	290	263
						=91.0%		=91.8%		=90.7%
16	190	12	79.4	80.1	529	506	500	460	300	275
						=95.6%		=92.0%		=91.6%
17	220	20	78.5	79.5	508	480	503	475	296	279
						=94.5%		=94.5%		=94.3%
18	200	25	78.8	78.7	552	550	547	536	316	310
						=100%		=98.0%		=98.1%

Die Prozentzahlen geben den Abfall des Gangunterschiedes gegenüber den Werten der vorausgehenden Spalte (intakte Kontrollsehne) an.

Tabelle 2

Nr.	Gewicht der Tiere (g)	Wassergehalt (%) d. frischen Sehnen			Gangunterschied Γ (m μ) der frischen Sehnen			Zeitpunkt der Untersuchung nach Wiederbeginn der Funktion
		normal	25 Tage ent- lastet	nach Wieder- beginn d. Funkt.	normal	25 Tage entlastet	nach Wieder- beginn der Funktion	
19	510	76.2	76.5	78.0	686	545 =79.4 %	516 =75.2 %	5. Tag
20	520	76.8	77.0	78.6	673	525 =78.0 %	494 =73.3 %	7. Tag
21	550	74.8	75.4	77.2	704	550 =78.1 %	531 =75.5 %	10. Tag
22	500	74.5	75.5	74.4	728	574 =78.8 %	730 =100 %	25. Tag
23	490	75.4	75.8	75.2	693	557 =80.5 %	689 =100 %	28. Tag
24	510	76.0	77.1	75.7	678	526 =77.6 %	676 =100 %	30. Tag
25	210	81.1	81.4	81.5	554	494 =89.2 %	504 =91.0 %	2. Tag
26	180	78.5	78.5	78.3	508	480 =94.5 %	510 =100 %	26. Tag

Mit der Wasservermehrung geht die Stärke der Doppelbrechung zurück, die um den 12. Tag den niedrigsten Wert zeigt und dann langsam wieder ansteigt, ohne allerdings während der Versuchsdauer die normale Höhe zu erreichen. In dem gleichen Sinn ändert sich auch die Eigendoppelbrechung, deren Stärke jeweils etwa 60 % der Gesamtdoppelbrechung beträgt.

Wenn nach der Regeneration des Ischiadicus die Muskelfunktion wieder einsetzt, kommt es erneut zu einer vermehrten Wassereinlagerung und einem Abfall der Doppelbrechung. Zwischen dem 5. und 10. Tag nach Wiederherstellung der Funktion sind diese Veränderungen am deutlichsten ausgeprägt. Im weiteren Verlauf der Regeneration, etwa vom 25. Tag ab, reguliert sich der Wassergehalt wieder auf normale Höhe ein, und gleichzeitig erreicht die Doppelbrechung dieselben Werte wie auf der unveränderten Seite. Die Sehne stellt sich also vollständig wieder her.

Man überblickt diese Verhältnisse am besten an Hand einer Kurve, wie sie für ausgewachsene Tiere in Abb. 1 dargestellt ist.

Für junge Meerschweinchen ergibt sich ein ganz anderes Bild. Zunächst ist der Wassergehalt ziemlich konstant, auch nach Entspannung der Sehne erfolgt nur ein geringer Anstieg um rund

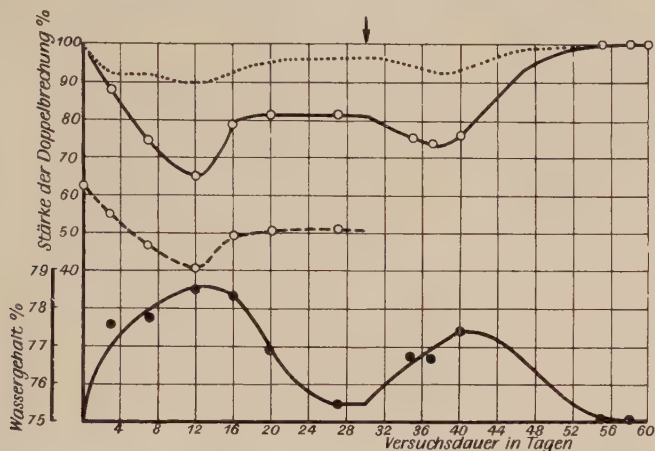


Abb. 1 Stärke der Doppelbrechung und Wassergehalt der Achillessehnen ausgewachsener Tiere nach Lähmung und Reinnervation des Gastrocnemius. Die Doppelbrechung der intakten Kontrollsehnen ist gleich 100% gesetzt. Die ausgezogene Kurve stellt die Gesamtdoppelbrechung dar, die darunter befindliche gestrichelte Kurve die Eigendoppelbrechung. Die oberste punktierte Kurve gibt an, in welchem Ausmaß die vermehrte Wassereinlagerung theoretisch die Gesamtdoppelbrechung erniedrigen würde. Der Zeitpunkt der Reinnervation des Muskels ist durch einen Pfeil angedeutet.

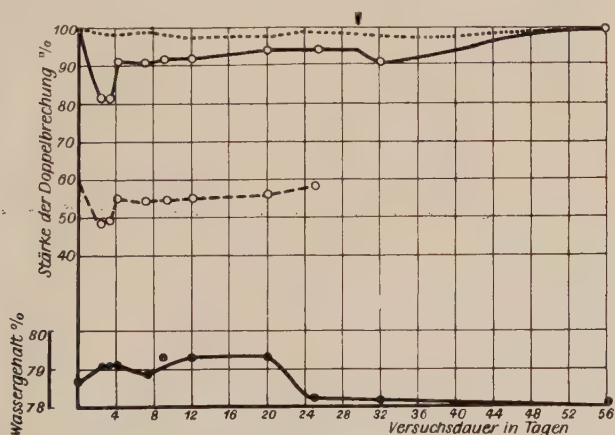


Abb. 2 Stärke der Doppelbrechung und Wassergehalt der Achillessehne junger Tiere nach Lähmung und Reinnervation des Gastrocnemius. Kurvenbezeichnung wie in Abb. 1

0.7%, ein Betrag, dem trotz größtmöglicher Genauigkeit in der Methode kaum eine besondere Bedeutung zugemessen werden kann. Ebenso ist auffällig, daß bei jungen Tieren die Doppelbrechung nach der Lähmung nur unbedeutend absinkt, auf durchschnittlich

90 % der Norm. Auch wenige Tage nach Wiedereinsetzen der Gastroknemiusfunktion zeigen sich keine wesentlichen Änderungen sowohl in der Stärke der Doppelbrechung wie im Wassergehalt. Im Gegensatz zu ausgewachsenen Tieren ist hier die micellare Struktur gegenüber veränderter funktioneller Beanspruchung relativ stabil (s. Kurven Abb. 2).

Bei einer Lähmung des Gastroknemius wird die Achillessehne nicht vollständig entlastet, da passive Bewegungen im Sprunggelenk immer möglich sind. Um die Sehne nun absolut ruhig zu stellen und zu entspannen, wurde bei zwei ausgewachsenen Tieren das Sprunggelenk in extremer Plantarflexion zusätzlich eingegipst. Sieben Tage später wurde die Sehne untersucht, wobei sich eine teilweise Degeneration der Fasern zeigte. Die zentralen Fasern waren in verschiedenem Ausmaß fein-fibrillär zerfallen und nur noch gering doppelbrechend, während die Randfasern des Frontalschnittes durch die Sehne annähernd normales Aussehen hatten, lediglich ihre Doppelbrechung war auf durchschnittlich 60 % im Vergleich zur intakten Sehne des anderen Beins erniedrigt.

Diese Unterschiede erklären sich wohl dadurch, daß die mittleren Fasern am weitesten distal am Tuber calcanei inserieren, die Randfasern mehr proximal, so daß bei kräftiger Plantarflexion die zentralen Fasern stärker entspannt werden als die seitlichen. Wenn die Fasern völlig erschlaffen und funktionslos werden, wie in diesem Fall die mittleren Fasern der Sehne, dann sinkt nicht nur die Doppelbrechkraft, sondern die Fibrillen werden zunehmend aufgelöst und eingeschmolzen. Wir haben dann das gleiche Bild wie nach Durchschneidung der Sehne oberhalb des Calcaneus, wobei die Sehnenfasern sämtlich funktionslos werden und sich auflösen.

Diskussion der Befunde

Durch eingehende polarisationsoptische Untersuchungen hat Küntzel (1926) festgestellt, daß sich die Doppelbrechung kollagener Fasern aus positiver Form- und positiver Eigendoppelbrechung zusammensetzt. In ihrer Feinstruktur sind die Fasern mit einem W i e n e r s c h e n Stäbchenmischkörper vergleichbar. Die Stäbchen werden durch die geordneten Gitterbereiche oder Micelle dargestellt, zwischen denen eine gering orientierte Intermicellarsubstanz eingelagert ist.

Bear (1951) glaubt auf Grund seiner neuesten Befunde und einer neuen Deutung bekannter Interferenzen des Röntgendiagramms, daß die Kettenmolekeln einen schraubenartigen Verlauf hätten, insbesondere in den Abschnitten der Fibrillen, die sich auf dem elektronenoptischen Bild als dunkle, schattendichte Querstreifen zeigen. Übrigens ist die Konzeption einer schraubigen Ultrastruktur bereits 1926 von Heringa und Lohr veröffentlicht worden. Bear gewinnt seine Vorstellung aus der Kombination der elektronenmikroskopischen mit den röntgenographischen Ergebnissen. Wie sich die polarisationsoptischen Befunde damit vereinigen lassen, bleibt abzuwarten. Für die Interpretation der Polarisierungsergebnisse erscheint es indessen zweckmäßig, die Vorstellung von der Stäbchenmicellstruktur des Kollagens beizubehalten.

Wir besprechen nun zunächst die Faktoren, von denen die Stärke der Doppelbrechung abhängt. Für die Formdoppelbrechung sind nach der Wienerschen Theorie des Stäbchenmischkörpers die relativen Volumina der Stäbchen und der Zwischensubstanz ausschlaggebend. Maximale Formdoppelbrechung tritt auf, wenn sich diese beiden Komponenten wie 1:1 verhalten. Im Kollagen weicht aber das Mischungsverhältnis deutlich von diesem Optimum ab (Rollhäuser 1950 b, 1952), da die Intermicellarsubstanz (= Zwischensubstanz) weit überwiegt. Nimmt nun das Micell- (= Stäbchen-) Volumen im Verhältnis zur Intermicellarsubstanz noch weiter ab, so sinkt die Stärke der Formdoppelbrechung. Da aber die Micelle selber doppelbrechend sind, muß damit gleichzeitig auch die Eigendoppelbrechung geringer werden. Eine Verminderung der micellaren Komponente führt also zum Rückgang der Form- und Eigendoppelbrechung und damit der Gesamtdoppelbrechung.

Sowohl Form- wie Eigendoppelbrechung sind ferner bei gegebenem Volumenverhältnis der Komponenten dann maximal, wenn sämtliche Micelle genau in Richtung der Faserachse orientiert sind. Eine Abweichung von der achsenparallelen Ausrichtung vermindert die Doppelbrechung gesetzmäßig (Frey-Wyssling 1943). Das ist zum gewissen Grad beim Kollagen der Fall, denn durch eine leichte Dehnung der Fasern kann man die Micellorientierung verbessern und damit einen Anstieg der Doppelbrechung erzielen (v. Ebner 1882, Rollhäuser 1952). Diese Angaben mögen genügen, um das Verhalten der Doppelbrechung bei den verschiedenen Funktionszuständen zu erklären.

Wenn eine Sehne durch die Lähmung ihres Muskels entspannt wird, so liegt die Annahme nahe, daß sich einmal die natürliche Fibrillenwellung verstärkt oder im submikroskopischen Bereich

eine Desorientierung der Micelle auftritt. Beides könnte das beobachtete Absinken der Doppelbrechung verursachen. Es war aber mikroskopisch in keinem Fall eine Änderung der Faserwellung nach Muskellähmung zu sehen. Makroskopisch zeigten entspannte und normale Fasern in situ wie auf dem Schnitt stets den typischen Seidenglanz. Lediglich die vom Calcaneus abgeschnittenen und die im Gipsverband völlig ruhig gestellten Sehnen hatten ein mattes Aussehen und eine leicht gelbliche Tönung. Unter dem Mikroskop war hier die sonst regelmäßige Wellung etwas wirr und ungeordnet, wenn auch die Wellenlänge kaum verändert schien.

Es ist nun zu untersuchen, ob die Micelle durch die Entspannung desorientiert werden. Zu diesem Zweck werden die Sehnen im Dehnungsapparat um 6% gereckt. Dieser Betrag hat sich bei früheren Untersuchungen als günstig erwiesen, da über den Ausgleich der Wellung hinaus, der bei ca. 3,5% Verlängerung beendet ist, nunmehr die Faser angespannt und das Micellgefüge zusätzlich orientiert wird. Bei stärkerer Dehnung besteht die Gefahr, daß die Messung durch eine überlagernde Spannungsdoppelbrechung beeinträchtigt wird. Nach einer 6%igen Dehnung ist der Anstieg der Doppelbrechung bei entlasteten und normalen Sehnen praktisch gleich. Man findet in allen Fällen bei erwachsenen Tieren einen durchschnittlichen Zuwachs von 22%. Dieser Befund spricht gegen eine Desorientierung der Micelle, denn sonst müßte die Doppelbrechung der entspannten Sehne wegen größerer Orientierungsmöglichkeit stärker zunehmen, als es bei der normalen Sehne der Fall sein kann.

Wenn die Ausrichtung der Micelle durch Entspannung der Sehne nicht verändert wird, bleibt als weitere Erklärungsmöglichkeit der unterschiedliche Wassergehalt. Da das Wasser zur Hauptsache in die locker gefügte Intermicellarsubstanz eingelagert wird, verschiebt sich das Volumenverhältnis zwischen Micelle und Intermicellarsubstanz zugunsten der letzteren, und damit muß nach dem zuvor Gesagten Form- und Eigendoppelbrechung der entlasteten Sehne absinken. Es fragt sich nur, ob die geringe Wasservermehrung von maximal 3,5% ausreicht, um den erheblichen Abfall der Doppelbrechung auf 65%, wie er am 12. Tag nach der Lähmung auftritt, zu erklären. An Hand der Wiener'schen Formel für den Stäbchen-Mischkörper erhält man einen ungefähren Anhalt über den Verlust an Doppelbrechung, den eine vermehrte intermicellare Wassereinlagerung von 3,5% verursacht.

Nach unserer Rechnung müßte dabei die Doppelbrechung auf 88% absinken.

Dieser Wert stellt die äußerste Abnahme dar, denn die Brechzahl der intermicellaren Komponente wurde mit $n = 1.35$ eingesetzt. Sie ist aber höchstwahrscheinlich größer, so daß man mit einem Abfall auf rund 90% rechnen kann.

Wenn auch das Kollagen in seiner Feinstruktur nur bedingt mit einem idealen Mischkörper zu vergleichen ist, so wird doch ohne weiteres klar, daß der gemessene Rückgang der Doppelbrechung auf 65% nicht allein auf eine intermicellare Wassereinlagerung zurückgeführt werden kann. Es bleibt nur noch die eine Möglichkeit übrig, daß der Micellverband reduziert wird. Entweder werden einzelne Micelle gänzlich aufgelöst oder jedes Micell gibt einen Teil seiner Kettenmolekeln an die umgebende Intermicellarsubstanz ab. In welcher Form der Abbau tatsächlich vor sich geht, läßt sich nicht entscheiden. Daß sich aber die micellare Komponente verringert, beweist die in allen Fällen gemessene starke Abnahme der Eigendoppelbrechung, die auf den Mengenanteil der micellar geordneten Proteinketten deutet.

Nach den oben dargelegten Erwägungen läßt die Stärke der Doppelbrechung auf den Grad der micellaren Ordnung schließen. Dementsprechend können die Versuchsergebnisse folgendermaßen interpretiert werden: In den ersten Tagen nach Entlastung der Sehne tritt bei ausgewachsenen Meerschweinchen eine zunehmende Lockerung der Micellstruktur ein, die um den 12. Tag ein Höchstmaß erreicht. Gleichzeitig erfolgt eine Wasservermehrung. Beides deutet darauf hin, daß sich in dieser Phase Umbauvorgänge abspielen. Die verstärkte Wassereinlagerung erleichtert die Bedingungen hierfür, indem z. B. heteropolare Kohäsionsbindungen gelöst und die Wechselwirkungskräfte zwischen den Proteinketten durch eingeschaltete Wassermolekeln verringert werden, womit den Teilchen erst die Möglichkeit zur Umgruppierung und Neuordnung gegeben wird. Die Lockerung der Struktur schießt zunächst über das Ziel hinaus, reguliert sich dann aber vom 12. Tag ab auf ein bestimmtes Niveau ein, so daß man über längere Zeit bis zum 35. Tag eine konstant erniedrigte Doppelbrechung von 80% findet.

Der Wiederanstieg der Doppelbrechung von 65% auf 80% nach dem 12. Tag deutet darauf hin, daß der Organismus bestrebt ist, die ursprüngliche Micellarstruktur wiederherzustellen, wie sie sich

im Verlauf des Wachstums herausgebildet hat. Man könnte in diesem Vorgang vielleicht eine Selbstordnung erblicken. Daß die vollständige Restitution der Feinbauordnung nicht erreicht wird, liegt nun an der mangelnden funktionellen Beanspruchung der Sehne. Hier zeigt sich zum erstenmal die Bedeutung der Funktion für die Ausbildung eines hochdifferenzierten Micellgerüsts.

Sobald die Sehne wieder funktionstüchtig wird, kommt es erneut zu einem Anstieg des Wassergehalts und einer teilweisen Auflösung des Micellgefüges, allerdings nicht in dem Umfang wie nach Ausschaltung der Funktion. Die Sehne befindet sich wieder in einer Umbauphase, die mit einer vollständigen Wiederherstellung der Feinstruktur abschließt. Hier zeigt sich eindringlich, welche Bedeutung die funktionelle Beanspruchung für die Steigerung der micellaren Ordnung besitzt. Nur dann, wenn auf die Sehne wieder die normale Muskelspannung wirkt, baut sich die Feinstruktur im alten Umfang aus.

Es ist weiterhin zu beachten, daß Umbauprozesse im submikroskopischen Bereich, gleichgültig, ob es sich um Abbau oder Aufbau handelt, stets durch eine Lockerung und teilweise Auflösung der geordneten Gitterbereiche und verstärkte Wassereinlagerung eingeleitet werden. — Auch bei der Nieren- und Muskelhypertrophie fand W e n d t (1952 a, b) eine Vermehrung des Wassergehaltes noch bevor der Substanzzanbau erfolgt. — Die Ultrastruktur des ausgereiften Kollagens wird also zunächst wieder in den jugendlichen Zustand zurückverwandelt, das Material wird anpassungsfähig, bildsam gemacht, danach erfolgt die Neuformung nach Maßgabe der Beanspruchung. Dies Verhalten steht durchaus in Einklang mit der in früheren Untersuchungen gewonnenen Anschauung, daß die Stoffwechselprozesse vorwiegend in der wenig geordneten Intermicellarsubstanz ablaufen, während die geordneten Ketten des Micellverbandes die Träger der Zugfestigkeit sind. Wenn also die micellare Phase reduziert wird, die intermicellare dementsprechend zunimmt, dann ist das ganze System reaktionsfähiger; gleichzeitig wird aber seine Festigkeit geschwächt.

Hier stoßen wir auf einen Punkt, der in der Praxis von einigem Interesse sein dürfte. Die Auflösung der Micelle bei wiedereinsetzender Belastung einer entspannten Sehne stellt eine kritische Phase dar, da zu diesem Zeitpunkt die Zugfestigkeit herabgesetzt ist. Starke mechanische Beanspruchung könnte die Sehne zur Ruptur bringen. Bei der Reinnervation eines gelähmten Muskels

besteht wegen der allmählich einsetzenden Tätigkeit diese Gefahr kaum. Nur sollten keine forcierten passiven Bewegungsübungen vorgenommen werden. Auch Sehnen, die längere Zeit im Gipsverband ruhiggestellt waren, müssen vorsichtig nachbehandelt werden. Besonders deutliche Veränderungen (fibrilläre Aufsplitterung, irreguläre Wellung, Auflösung der Micellarstruktur) fanden wir bei ruhiggestellten Sehnen, die außerdem noch völlig entspannt waren. Man sollte daher beim Anlegen eines Gipsverbandes darauf achten, daß keine Sehne im entspannten Zustand fixiert wird. Es erweist sich also auch in dieser Hinsicht als günstig, ein Gelenk in Mittelstellung einzugipsen. Dadurch wird die Auflösung der Feinstruktur in Grenzen gehalten.

Die Micellarstruktur junger Sehnen ist ziemlich resistent gegenüber Änderungen der mechanischen Beanspruchung. Der Wassergehalt schwankt wenig: nach Entlastung steigt er um 0,7 %. Ebenso sinkt die Doppelbrechung nur geringfügig auf ca. 90 % ab. Nach vollständiger Wiederherstellung der Funktion werden Wassergehalt und Doppelbrechung zunehmend normal. Das ist ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber ausgereiften Sehnen, und es fragt sich, worauf wir diese andere Reaktionsweise zurückführen sollen.

Zunächst einmal zeigen normale junge Sehnen durchweg eine schwächere Gesamt- und Eigendoppelbrechung. Das bestätigt die früheren Befunde bei Säuglings- und Erwachsenensehnen (Rollhäuser 1952). Danach besitzen junge Sehnen eine geringere micellare Ordnung; sie sind zwar noch nicht so zugfest wie ausgereifte Sehnen, dafür können aber Stoffwechsel- und Umbauprozesse ungehinderter ablaufen. Bei diesen Sehnen braucht also die Feinstruktur nicht erst gelockert zu werden, sie befinden sich dauernd im Stadium der Reaktionsbereitschaft. Sie sind in ihrer submikroskopischen Struktur weniger differenziert und daher anpassungsfähiger. Man kann außerdem vermuten, daß das Micellgerüst junger Sehnen annähernd einen Entwicklungsgrad aufweist, wie er durch Selbstordnung erreicht werden kann. In diesem Fall dürften sich Belastungsänderungen kaum auf den Feinbau auswirken. Ferner geht aus den Befunden hervor, daß die hochdifferenzierte kollagene Substanz zur Erhaltung ihrer ausgeprägten Micellarstruktur in höherem Maße des dauernden funktionellen Reizes bedarf als das junge Kollagen. Sobald die Funktion nach-

läßt, setzt ein Abbau der Micelle ein, der um so stärker ist, je besser die micellare Differenzierung vorher ausgebildet war.

Die in der Einleitung gestellten Fragen können wir wie folgt beantworten: Die Zugspannung als funktioneller Reiz steigert die micellare Ordnung der Sehnenfaser stärker als es eine Selbstordnung erreichen kann. Sie muß ferner zur Aufrechterhaltung dieses hohen Ordnungsgrades dauernd wirksam sein. Die Ausbildung der Micellarstruktur steigt und fällt demnach mit der Muskelleistung. Bei der Muskelatrophie ist die gleichzeitige Abnahme der micellaren Ordnung der Sehne bewiesen; ob bei der Hypertrophie ein vermehrter Aufbau von Micellen erfolgt, muß durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Ergebnisse der Untersuchungen

Es sollte die Frage beantwortet werden, ob sich eine veränderte funktionelle Beanspruchung der Sehnenfasern auf ihre Feinstruktur auswirkt. Stellt die zunehmende micellare Ordnung beim Altern des Kollagens einen automatisch ablaufenden Prozeß, eine Selbstordnung dar, oder steht sie unter dem Einfluß der Funktion?

Die Versuche wurden an der Achillessehne von 10 jungen und 18 ausgewachsenen Meerschweinchen durchgeführt. In der ersten Versuchsreihe wurden die Sehnen durch einseitige Durchtrennung des Ischiadicus entspannt, in der zweiten Versuchsreihe durch Vereisung des Ischiadicus vorübergehend funktionslos gemacht. Die damit hervorgerufenen Veränderungen der Micellarstruktur wurden polarisationsoptisch verfolgt, wobei die intakte Sehne des anderen Beins als Kontrolle diente.

1. Die Doppelbrechung ausgereifter Sehnen sinkt zunehmend bis zum 12. Tag nach der Nervendurchschneidung auf 65 % des Normalwertes. Vom 20. Tag ab bis zum Ende der Beobachtungszeit (35. Tag) steigt sie wieder auf 80 %.

2. Bei Wiedereinsetzen der Muskelaktion (2. Versuchsreihe) kommt es zunächst zu einem nochmaligen Abfall der Doppelbrechung auf etwa 75 %, dann folgt ein allmählicher Anstieg bis zur völligen Wiederherstellung.

3. Der Wassergehalt der Sehnen schwankt dabei gesetzmäßig. Bei Rückgang der Doppelbrechung findet sich gleichzeitig vermehrte Wassereinlagerung.

4. Es läßt sich zeigen, daß die Wasservermehrung allein nicht stark genug ist, um die Erniedrigung der Doppelbrechung zu er-

klären. Auch eine Desorientierung der Micelle kann ausgeschlossen werden. Demnach muß die Abnahme der Doppelbrechung auf einer Lockerung und teilweisem Abbau der Micellarstruktur beruhen.

5. Es tritt also unmittelbar nach Entlastung der Sehne eine Lockerung der Feinstruktur ein, die bei weiterem Fortbestehen der Muskellähmung z. T. wieder zurückgeht. Das ursprüngliche Micellgefüge stellt sich aber nicht wieder her, da die funktionelle Beanspruchung fehlt. Wenn die Reinnervation des Muskels einsetzt, kommt es anfangs zur erneuten Lockerung der Ultrastruktur, dann aber verfestigt sich der Micellverband und baut sich vollständig bis zur ursprünglichen Höhe wieder auf. Sobald also Umbauprozesse, entweder Abbau oder Anbau, einsetzen, erfolgt eine Lockerung der Feinstruktur.

6. Bei den Sehnen junger Tiere ist die micellare Ordnung noch nicht so hoch entwickelt, das Gefüge ist von Natur aus locker, so daß sich Umbauvorgänge ohne vorherige Auflösung der Micellaggregate leicht vollziehen können. Dementsprechend sind die Änderungen der Doppelbrechung und die Wasserschwankungen bei veränderter funktioneller Beanspruchung viel weniger ausgeprägt.

7. Der funktionelle Reiz der Zugspannung ist demnach für die Entwicklung und Erhaltung einer hochdifferenzierten Micellarordnung erforderlich. Dieser hohe Ordnungsgrad kann nicht durch eine Selbstordnung allein erreicht werden, sonst müßte die Feinstruktur in der Entlastungsphase unverändert bleiben.

Der Einfluß der funktionellen Beanspruchung auf die Feinstruktur der Sehne

Zusammenfassung

Auf veränderte funktionelle Beanspruchung reagiert die submikroskopische Struktur der Sehne (Meerschweinchen) derart, daß nach Entlastung der Sehne eine Lockerung eintritt, die bei Wiederherstellung der ursprünglichen Belastung wieder vollständig verschwindet. Zu Beginn der ultrastrukturellen Umbauprozesse ist bei vermehrter Wassereinlagerung die Auflockerung des Micellargefüges am deutlichsten.

Краткое содержание

На измененных функциях субмикроскопическое строение сухожилия (испытания производились на морской свинке) реагирует таким образом, что после освобождения давления в сухожилиях наступает ослабление, исчезающее при восстановлении первоначальной нагрузки. В начале процесса ультраструктурного преобразования ясно заметна мицеллярная структура.

Summary

The submicroscopic structure of the sinew (guinea-pig) reacts to changing functional stress exerted to the sinew. It loosens after reducing the stress, which state completely disappears when the original stress is exerted again. The loosening-up of the micellar structure, accompanied by increased deposition of water, is most clearly to be seen in the initial stage of the ultrastructural transforming process.

Résumé

La structure submicroscopique du tendon (cobaye) réagit aux efforts fonctionnels modifiés d'une manière telle que dès la décharge du tendon il arrive un relâchement qui disparaît du moment où la charge primitive est rétablie. Au début des processus de transformation ultra-structuraux le relâchement de la structure micellaire est particulièrement net, une accumulation d'eau augmentée étant observée en même temps.

Schrifttum

Bahr, G.: The reconstitution of collagen fibrils as revealed by electron microscopy. Separat 1950. — Bear, R. S.: 120. Meeting Am. Chem. Soc. 1951. — Ebner, V. v.: Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Leipzig 1882. — Frey-Wyssling, A.: *Helv. chim. acta* **26** (1943) 833. — Heringa, G. C. and Lohr, H. A.: *Proceed. Akad. Amsterdam* **29** (1926) 1081. — Heringa, G. C. and Minnaert, M.: *Proceed. Akad. Amsterdam* **29** (1926) 1087. — Huzella, Th.: *Z. Krist.* **83** (1932) 89. — Küntzel, A.: *Collegium* 1926. 176. — Nageotte, J.: *C. r. Soc. Biol. Paris* **104**

(1930) 156. — Ders.: *Ann. d'Anat. path.* 8 (1931) 1. — Rollhäuser, H.: *Morph. Jb.* 90 (1950) 158. — Ders.: *Morph. Jb.* 90 (1950) 174. — Ders.: *Morph. Jb.* 92 (1952) 1. — Schmidt, W. J.: *Polarisations-optische Analyse des submikroskopischen Baues von Zellen und Geweben.* In *Hb. d. biol. Arbeitsmethoden* Abt. V, Teil 10 (1934) 435. — Wendt, G. G.: *Morph. Jb.* 92 (1952) 171. — Ders.: *Morph. Jb.* 92 (1952) 312.

Zur Elastizität der menschlichen Aorta

Von

H. Rollhäuser

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 20. Dezember 1952)

Die Aorta ist wegen ihrer Windkesselwirkung ein wichtiges Glied im Kreislaufsystem. Ein Teil der systologischen Herzarbeit wird zur Dehnung der Aorta verbraucht und in der Diastole durch Entspannung der Gefäßwand wieder freigegeben. Für diese Windkesselfunktion ist die Elastizität des Aortenrohres maßgebend. Je größer die Dehnbarkeit ist, desto wirksamer arbeitet der Windkessel. Die Elastizitätsverhältnisse sind am eingehendsten von Wezler und Böger untersucht. Sie bedienten sich dabei einer sehr eleganten, von O. Frank ausgearbeiteten Methode, nach der man die Volumenelastizität der menschlichen Aorta in vivo durch die Bestimmung der Pulswellengeschwindigkeit messen kann. Es liegt in der Natur dieser Methode, daß sie lediglich über das elastische Verhalten des gesamten Aortenrohres Auskunft gibt, von den Herzklappen bis zum Leistenband. Man erhält also einen Mittelwert für die Wirkung des zentralen Windkessels als ganzen. Man kann jedoch nichts darüber aussagen, ob auf dieser Strecke eine unterschiedliche Dehnbarkeit der Gefäßwand besteht oder ob sich die Aorta in allen Abschnitten gleichmäßig verhält.

Die Dehnbarkeit der Aorta ist sicher nicht überall gleich. Nach Untersuchungen von Timm (1947) stellt die aufsteigende Aorta den am stärksten verformbaren Teil des Windkessels dar. Die Bauchaorta ist hingegen über ihre natürliche Länge gespannt, wodurch die Querdehnung erschwert wird. Hinsichtlich der Dehnbarkeit besteht offenbar ein Gefälle vom Anfang bis zum Ende der

Aorta (Benninghoff, 1950). Systematische Messungen liegen darüber aber nicht vor. So sollen die vorliegenden Untersuchungen die Frage klären, welchen Anteil die einzelnen Abschnitte der Aorta an der Gesamtwindkesselwirkung haben.

Ferner weist der Bau der Aortenwand an Stellen stärkerer Beanspruchung einige Besonderheiten auf, die sich auch auf die Elastizität auswirken können. Benninghoff (1927, 1930) beschrieb einen radienartigen Verlauf der Intima-Fasern, ausgehend von den Stellen, wo die Semilunarklappen aufeinander stoßen. Ein gleicher Faserverlauf findet sich dort auch in der Media (Orsos). Ein weiterer Längsfaserzug der Intima (Benninghoff, 1927, 1930) und der Media (Thoma, 1920) folgt dem rechten Rand der aufsteigenden Aorta und wendet sich in der Aorta besonders zur Hinterwand, wo er bis zum Zwerchfelldurchtritt nachzuweisen ist. Nach Stahel (1886) ist die Aortenwand im ganzen an der konvexen Seite etwas dicker als an der konkaven. Außerdem nimmt die Wandstärke nach distal kontinuierlich ab. Es erscheint daher angebracht, die Aortenwand an verschiedenen Stellen auf ihre elastischen Eigenschaften und besonders auf ihre Zugfestigkeit zu untersuchen.

Material und Methode

Die untersuchten Aorten stammten durchweg von frischen Sektionsleichen verschiedener Altersklassen. Es handelte sich um 8 Neugeborene, 13 Erwachsene im Alter von 22 bis 51 Jahren und 10 Greise von 63 bis 79 Jahren. Die Gefäße wurden von den daranhängenden Organen abgetrennt und die lockere Adventitia entfernt. Aus den einzelnen Abschnitten wurden Quer- und Längsstreifen von ca. 10 mm Breite herausgeschnitten und Dehnungsproben unterworfen, wie sie in ähnlicher Weise früher von O. Frank, Hochrein u. a. vorgenommen worden sind. Die Streifen stammten von der Aorta ascendens und dem Arcus aortae (vom Innen- und Außenrand), von der Aorta thoracica und abdominalis. Besonders beachtet wurde auch der Isthmus, von dem Querstreifen untersucht wurden. Stark arteriosklerotische Aorten schieden aus, und wo solche Veränderungen in mäßiger Ausdehnung vorkamen, wurden die Schnitte so gelegt, daß die Streifen keine sklerotischen Herde enthielten. Bei Neugeborenen konnten wegen der Kürze der Querstreifen nur Längsstreifen untersucht werden.

Zur Querschnittsbestimmung wurde die Breite der seitenparallelen Streifen gemessen und die Dicke mit dem Zeißschen Deckglastaster abgegriffen. Dabei zeigte sich immer gewisse Dickenunterschiede an einem und demselben Streifen, so daß hier eine Fehlerquelle in der Ermittlung des Querschnittes auftritt. Es wurde daher stets eine durch

mehrere Messungen gefundene mittlere Dicke und somit ein mittlerer Querschnitt den Dehnungsversuchen zugrunde gelegt. Wenn auch auf diese Weise die Resultate mit einem durchschnittlichen Fehler von 5% behaftet sind, so können sie durchaus als brauchbar gelten, denn die Elastizitätsunterschiede sind so groß, daß der Fehler kaum ins Gewicht fällt.

Für die Dehnungs- und Zerreißproben wurde der gleiche Apparat benutzt, wie zur Untersuchung der Sehnen und Hautstreifen (Rollhäuser 1950, 1951); es wurde wegen der starken Dehnungsverlängerung der Aortenstreifen lediglich die Gewichtsbelastung verringert. Aus der vom Apparat gezeichneten Dehnungskurve können alle nötigen Werte entnommen werden. Der Elastizitätsmodul bei jedem Grad der Dehnung (Kurvenpunkt) ist gleich der Steigung der Kurventangente in diesem Punkt.

Befunde

A. Zugfestigkeit

Es sollen zunächst die Ergebnisse der Zugfestigkeitsproben beschrieben werden. Die ermittelten Reißspannungen beziehen sich stets auf 1 mm² des Streifenquerschnittes. Worüber man Auskunft erhält, ist die Festigkeit des Wandmaterials als einem Gefüge von elastischen und kollagenen Fasern und glatter Muskulatur. Eine Zusammenstellung der Festigkeitswerte gibt Tabelle 1.

Tabelle 1
Zugfestigkeit in Gramm/Quadratmillimeter

		Neonati	20—50 Jahre	60—80 Jahre
ascendens	quer	—	135	130
	längs	212	112	124
	außen			
thoracica	längs			
	innen	194	90	115
	quer	—	128	138
abdominalis	längs	202	79	88
	quer	—	150	152
	längs	507	162	180
Isthmus	quer	—	82—212	85—196

Die Zugfestigkeit interessiert hier insofern, als man auf das relative Mengenverhältnis der Bauelemente und die vorherrschende Verlaufsrichtung der Fasern Rückschlüsse ziehen kann. Die allgemeine

Größenordnung der Festigkeit liegt bei Erwachsenen zwischen 80 und 160 g/mm². Wenn wir die tragenden Elemente der Aortenwand ermitteln wollen, so müssen wir erst einmal die Zugfestigkeit der einzelnen Bausteine kennen. Nach Triepel (1902) finden wir für die elastischen Fasern eine Festigkeit von 132 g/mm², für die glatte Muskulatur 40 g/mm² und für kollagene Fasern 9000 g/mm² (Rollhäuser, 1950). Wegen der niedrigen Zugfestigkeit scheidet die glatte Muskulatur als tragendes Gewebe von vornherein aus. Die elastischen Fasern liegen zwar in der Größenordnung, wie sie bei der Aorta gefunden wurde; trotzdem sind auch sie nicht für die Festigkeit entscheidend. Denn der von Triepel angegebene Wert von 132 g/mm² bezieht sich auf einen Quadratmillimeter reiner elastischer Fasern. Nach dem histologischen Bild aber besteht die Aortenwand aus elastischen Lamellen, zwischen denen zur Hauptsache glatte Muskeln und spärlicher kollagene Fasern eingelagert sind. Die Querschnittseinheit eines Aortenstreifens wird höchstens zur Hälfte von den elastischen Lamellen eingenommen. Wenn diese für die Zugbeanspruchung maßgebend wären, dann dürfte die Festigkeit eines Wandstreifens auch nur halb so groß sein wie die der reinen elastischen Fasern. Da dies nicht der Fall ist, so kommen nur die äußerst reißfesten kollagenen Fasern in Betracht, die der Wand die Festigkeit verleihen, auch wenn sie mengenmäßig gegenüber den anderen Bauelementen zurücktreten.

Vergleichen wir unter diesen Gesichtspunkten die einzelnen Aortenabschnitte, so ergibt sich, daß die kollagenen Fasern in der Bauchaorta relativ zahlreicher sind als in den proximalen Teilen. Am schwächsten sind sie in der Brustaorta ausgebildet. Die gut entwickelte Muskulatur der Bauchaorta hat natürlich auf die Zugfestigkeit nur wenig Einfluß, die begleitenden kollagenen Fasern dagegen erheblich. Wie weit eine diffuse Sklerosierung der Bauchaorta mit vermehrter Einlagerung von kollagenen Fasern bei unserm Material besteht, ist schwer zu entscheiden. Doch zeigen die Befunde bei Neugeborenen, daß selbst in ganz frühem Alter im Bauchbereich weit mehr kollagenes Material eingelagert ist als in irgendeinem andern Aortenabschnitt.

Ferner ist die Festigkeit der Ascendens und des Bogens an der Außenseite etwas größer als am Innenrand. Das stimmt mit der Feststellung Thomas (1920) überein, daß in der rechten Wand der aufsteigenden Aorta mehr Längsfasern hervortreten. Ebenso finden sich nach Kumagai (1926) in der inneren Media am

Scheitel des Aortenbogens vermehrt Längsfasern. B e n n i n g h o f f hat diesen Längszug als den Ausdruck der Längsspannungen betrachtet, den der Blutstrom gegen die aufsteigende Aorta erzeugt. Seine Auffassung wurde später durch T i m m im Tierversuch bestätigt.

Die Aortenwand ist also in zweifacher Weise an ihre Beanspruchung angepaßt. Zunächst in der Dicke: Ganz allgemein nimmt die Wandstärke von proximal nach distal ab, und außerdem ist im Bogenteil die Wand an der Konvexität etwas dicker. Wie es die Unterschiede in der Zugfestigkeit, die sich ohne Rücksicht auf die Wandstärke nur auf die Querschnittseinheit der Wand beziehen, erkennen lassen, ist die Aortenwand aber nicht nur in ihrer Dicke den Spannungsverhältnissen angepaßt, sondern auch in der inneren Textur, dem bevorzugten Faserverlauf. In dieser Hinsicht gewinnen die Festigkeitsuntersuchungen eine Bedeutung.

Im hohen Alter erfolgt nach R ö ß l e (1910) und K a n i (1910) eine Umfangsvergrößerung der Aorta nicht mehr durch Wachstum, sondern durch Dilatation. Auch werden kollagene Fasern vermehrt eingelagert. Auf diese Weise verfestigt sich das Gefüge der Wand, und es resultiert eine allgemein erhöhte Zugfestigkeit, wie aus der Tabelle 1 hervorgeht.

Eine gewisse Sonderstellung nimmt der Isthmus aortae ein. Seine Zugfestigkeit in Querrichtung weist bedeutende Unterschiede gegenüber den angrenzenden Gefäßpartien auf. Sie wird sowohl erhöht wie niedriger gefunden. Das hängt wahrscheinlich mit der Einmündung des Ductus arteriosus zusammen. Der Duktus obliertiert erst, nachdem die Aortenwand schon eine funktionelle Ausgestaltung erfahren hat. Durch seinen Verschluß tritt eine veränderte Beanspruchung der Wandstruktur ein, und so kommt es zu Verwerfungen der muskulösen und elastischen Lagen der Media im Bereich des Isthmus, worauf T h o m a (1883) hingewiesen hat. So ist es verständlich, daß je nach dem Grade der Anpassung die Festigkeit sehr unterschiedlich ausfällt. Der Isthmus erscheint demnach als die „schwache Stelle“ der Aorta.

Der auffälligste Befund ist ohne Zweifel die enorm hohe Zugfestigkeit der Aorten von Neugeborenen. Die Längsstreifen der aufsteigenden und der Brustaorta sind etwa doppelt so fest, die der Bauchaorta sogar mehr als dreimal so fest wie entsprechende Stücke der Erwachsenenorta. Das erscheint zunächst überraschend, denn im allgemeinen sind Strukturen wie Sehnen, Muskulatur, Knorpel

im jugendlichen Zustand viel weniger zugfest als später. Die Gefäßwand macht hierin eine Ausnahme. Histologische Untersuchungen zeigen, daß die kindliche Aorta dichter gefügt ist als die erwachsene. So findet z. B. v. E b n e r (1871) auf dem Gefäßquerschnitt eine ziemlich gleichbleibende Zahl der elastischen Lamellen von der Neugeborenen- bis zur Greisen-aorta. G r ü n s t e i n (1896) beschreibt eine Vermehrung der Lamellen mit zunehmendem Alter, wobei allerdings nicht klar ist, ob die untersuchten Stücke alle von der gleichen Gefäßregion stammten. Nach D r a g e n d o r f f (1938) werden die elastischen Lamellen mit dem Alter breiter, gleichzeitig aber auch die Schichten zwischen den Lamellen, die er immer mit Muskulatur erfüllt fand. Danach würde dann das Dickenwachstum der Aorta durch Einlagerung von Muskulatur und Verbreiterung der elastischen Lamellen erfolgen, und die Wandstruktur würde etwas gelockert. Das muß sich dann auch auf die Zugfestigkeit auswirken. Im Falle der Neugeborenen-aorta kommen wegen der dichteren Textur auf den Quadratmillimeter Gefäßquerschnitt mehr zugfeste Elemente, wie elastische und kollagene Fasern, als bei alten Aorten. Folglich ist die Festigkeit größer.

Im Verhältnis zu ihrer Beanspruchung ist die Aorta der Neugeborenen mit einer beträchtlichen Materialreserve ausgestattet. Im Verlauf des weiteren Wachstums entfaltet sich die Aorta, ihre Wandstärke nimmt zu, aber sie gewinnt nicht an Festigkeit. Das wird durch folgende Überlegung deutlich: Wenn man die Dicke der Gefäßwand überhaupt nicht berücksichtigt und die Zugfestigkeit lediglich auf gleichbreite Streifen von jungen und alten Aorten bezieht, findet man etwa dieselbe Reißfestigkeit in beiden Altersklassen. So wird die Gefäßwand im Laufe des Lebens zwar dicker, aber nicht zugfester.

Wir fragen uns nun, welche Bedeutung die relativ hohe Festigkeit der jungen Aorta haben könnte, wo doch, wie erwähnt, andere Gewebe in diesem Alter weniger Festigkeit besitzen als in ausgereiftem Zustand. Wir kommen der Lösung dieses Problems wohl näher, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß das foetale Herz den weiten Plazentarkreislauf zu bewältigen hat, daß es gegenüber dem ausgewachsenen Herzen kräftiger ist und daß überhaupt der kindliche Kreislauf leistungsfähiger ist. So erscheint auch die kindliche Aorta an die erhöhte Funktion angepaßt, denn Herz und anschließendes Gefäßrohr bilden eine funktionelle Einheit.

B. Die Elastizität im physiologischen Druckbereich

In diesem Abschnitt soll die Frage untersucht werden, in welchem Umfang verschiedene Abschnitte der Aorta an der Wirksamkeit des gesamten zentralen Windkessels beteiligt sind. Daß die Elastizität des Windkessels nicht über die ganze Länge gleich ist, kann man nach den vorhergehenden Befunden erwarten. Benninghoff, der die Aortenstruktur am eingehendsten untersucht hat, schreibt 1950: „Die aufsteigende Aorta ist das beweglichste und am stärksten verformbare Ansatzstück. Die Bauchaorta ist der starrste Abschnitt mit dem höchsten Dehnungswiderstand. In dieser Hinsicht besteht offenbar ein Gefälle vom Anfang bis zum Ende der Aorta.“

Für die Windkesselwirkung ist die sog. Volumenelastizität maßgebend (O. Frank, Wezler und Böger). Diese läßt sich aus der linearen Elastizität der Quer- und Längsstreifen nicht mit der letzten Genauigkeit bestimmen, sondern nur unter gewissen Vereinfachungen, worauf bereits O. Frank (1928) hingewiesen hat. Für die vorliegenden Untersuchungen ist indessen eine Näherungslösung vollkommen ausreichend. Solange nicht alle wirksamen Faktoren bekannt sind oder berücksichtigt werden können, erscheint eine zu große Exaktheit wenig sinnvoll.

Es ist zunächst die Größe des Dehnungswiderstandes der Wandstreifen bei physiologischer Beanspruchung zu ermitteln. Hierzu müssen wir die Spannungen kennen, die der normale Blutdruck auf solche Streifen ausübt. Nach den klassischen Formeln der Physik, die O. Frank erstmalig auf die Gefäße anwandte, beträgt die Ringspannung σ_{tang} in einem dünnwandigen Rohr mit dem Radius r und der Wanddicke d bei einem Binnendruck p

$$\sigma_{\text{tang}} = \frac{p \cdot r}{d} \quad (1)$$

Das ist also diejenige Spannung, mit der der Druck p die Querschnittseinheit eines Querstreifens belastet.

Die Spannung, die der gleiche Druck p an einem Längsstreifen bewirkt, ist

$$\sigma_{\text{long}} = \frac{p \cdot r}{2d} \quad (2)$$

Wir setzen den normalen systolischen Aortendruck mit 160 mm Hg, den diastolischen mit 90 mm Hg ein. Für das Verhältnis Radius : Wanddicke (r/d) finden wir nach eigenen Messungen und unter Benutzung der Tabellen von Vierordt, Beneke, Kani sowie Suter für die

Aorta ascendens 6,8; Aorta thoracica 6,5; Aorta abdominal. 5,5.

Nach den Gleichungen (1) und (2) ergibt sich dann für die normale Wandspannung in Gramm/mm²:

Tabelle 2

		ascend.	thorac.	abdomin.
tangential	systolisch	15,0	14,0	12,0
	diastolisch	8,5	8,0	7,0
longitudin.	systolisch	7,5	7,0	6,0
	diastolisch	4,2	4,0	3,5

Für diese Druckbereiche soll nun der Dehnungswiderstand der einzelnen Aortenabschnitte in der Längs- und Querrichtung bestimmt werden. Das geschieht an Hand der Dehnungskurven der Gefäßstreifen. Aus Abb. 1 ist für eine mittlere Altersgruppe der

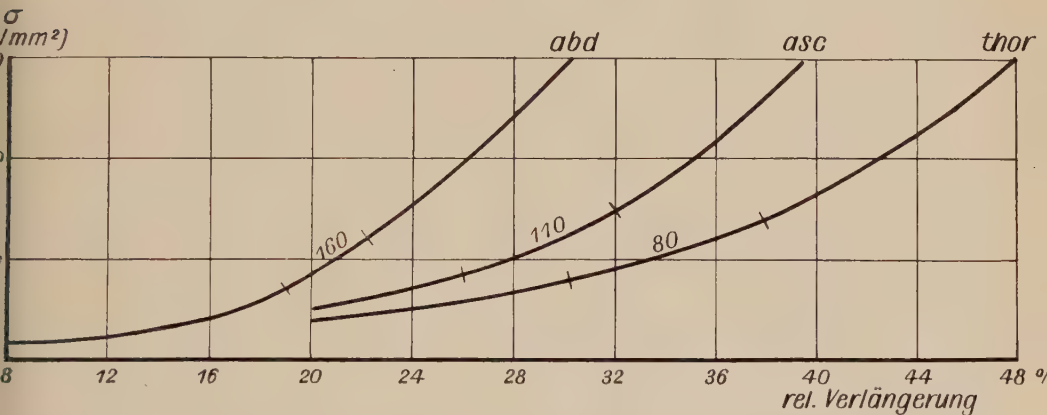


Abb. 1. Spannungsdiagramme von Querstreifen aus verschiedenen Aortenabschnitten. Mittlere Altersklasse (22—51 Jahre). Mittelwertskurve der Aorta ascendens + arcus aortae: *asc*, der Aorta thoracica: *thor*, der Aorta abdominalis: *abd*. Der physiologische Spannungsbereich ist auf jeder Kurve durch Querstriche gekennzeichnet. Die danebenstehenden Zahlen geben den Dehnungswiderstand (Elastizitätsmodul) in g/mm² an.

Verlauf der Kurven ersichtlich. Es handelt sich hierbei um Mittelwertskurven von Querstreifen jeweils aus der aufsteigenden, der Brust- und der Bauchaorta. Nach dem allgemeinen Kurvenverlauf besitzt ausnahmslos die Bauchaorta den größten, die Brustaorta den geringsten Dehnungswiderstand. Die aufsteigende Aorta samt dem Bogen nimmt eine Mittelstellung ein. Das gleiche gilt auch speziell für den physiologischen Druckbereich, dessen Grenzen nach den Werten der Tabelle 2 auf den Kurven markiert ist.

Der mittlere physiologische Dehnungswiderstand (= Elastizitätsmodul) beträgt bei der Bauchaorta $E_{\text{tang}} = 160 \text{ g/mm}^2$, bei der aufsteigenden Aorta $E_{\text{tang}} = 110 \text{ g/mm}^2$ und bei der Brustaorta $E_{\text{tang}} = 80 \text{ g/mm}^2$. Hinsichtlich der Querdehnbarkeit des Aortenrohres ist also nicht der Anfangsteil, sondern die Brustaorta am nachgiebigsten, während die Bauchaorta den starrsten Abschnitt darstellt. Diese Verhältnisse sind in Abb. 2 veranschaulicht. Die Breite des schraffierten Feldes gibt die Dehnbarkeit in der Querrichtung für die verschiedenen Gefäßabschnitte an. Wenn die

Abb. 2. Graphische Darstellung der Quer- und Längsdehnbarkeit in den Aortenabschnitten. Die Breite des schraffierten Feldes gibt die Dehnbarkeit in Querrichtung, die Länge der Pfeile die Dehnbarkeit in Längsrichtung an.



Windkesselwirkung lediglich auf der Querschnittsänderung der Aorta beruhte, so müßte man den Brustteil für den wirksamsten Abschnitt halten.

Nun ruft aber eine Steigerung des Binnendruckes in einem elastischen Rohr nicht nur eine Querschnittsvergrößerung hervor, sondern auch eine Längenzunahme infolge der steigenden Längsspannung nach Gleichung (2). Diese Längenänderungen müssen wir bei der Aorta ebenfalls berücksichtigen. Die Spannungsdiagramme der Längsstreifen (Abb. 3) mögen über den Dehnungswiderstand in der Längsrichtung orientieren. Es fällt hier zunächst auf, daß die Aorta ascendens und der Arcus einen besonders niedrigen Dehnungswiderstand bieten, daß hier also Verlängerungen sehr leicht zu erzielen sind. Bei physiologischen Drücken, die ja nur halb so hoch in Längsrichtung wie in Querrichtung sind, be-

läuft sich der mittlere Dehnungswiderstand auf $E_{\text{long}} = 45 \text{ g/mm}^2$. Damit ist das Anfangsstück der Aorta derjenige Teil, der die größte Längsdehnbarkeit aufweist. Das ist, wie weiter unten gezeigt werden soll, von entscheidender Bedeutung. Die Brustaorta zeigt im physiologischen Spannungsbereich in den meisten Fällen einen höheren Dehnungswiderstand als die Bauchaorta.

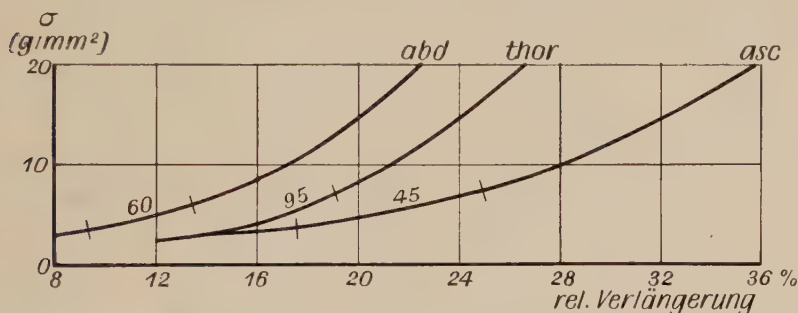


Abb. 3. Spannungsdiagramme von Längsstreifen aus verschiedenen Aortenabschnitten. Mittlere Altersklasse (22—51 Jahre).

Die Spannungsdiagramme der Abb. 3 geben auf der Abszisse die Verlängerungen an, welche die Aorta durch den systolischen Druckzuwachs erfahren würde. Wie groß sind aber die tatsächlichen Längenänderungen in situ? Für die Abdominalis ist zunächst folgendes von Bedeutung: Dieser Abschnitt ist in situ über seine natürliche Länge gedehnt. Wenn man bei Sektionsleichen die Bauchaorta, nachdem sie von der Unterlage gelöst ist, durchschneidet, so verkürzt sie sich um rund 30%. Hiller (1884) fand eine Verkürzung von 37%. Diese Längsspannung, die sich in der Kindheit entwickelt und etwa bis ins 5. Dezennium anhält, ist nach Schwalbe (1878) durch Wachstumsdifferenzen entstanden, indem das Skelett, insbesondere die Lendenwirbelsäule, dem Gefäß im Wachstum vorausseilt. Im Greisenalter verliert sich die Längsspannung wieder, einmal durch Abflachung der Bandscheiben, dann aber auch, weil sich die Aorta in ihrer natürlichen Länge zunehmend diesem Dehnungszustand anpaßt.

Die Längsdehnung der Bauchaorta ist nach Fuchs (1898, 1900) größer, als sie der normale Blutdruck erzeugen kann. Das geht auch aus unserem Spannungsdiagramm Abb. 3 hervor. Die durch den Blutdruck maximal erreichbare Längsdehnung beträgt hier 13,5% der Ausgangslänge, gegenüber 30% wie man es an der Leiche findet. Demnach ist es unmöglich, daß der systolische Druck eine

zusätzliche Längsdehnung der Abdominalis bewirkt. Ihre Volumenvergrößerung kommt praktisch nur durch Querschnittsvergrößerung, nicht aber durch Verlängerung zustande.

Auch wenn die natürliche Längsspannung etwa mit der durch den Blutdruck erzeugten zusammenfällt, ist die Querdehnung für die Volumenzunahme maßgebend. Das ist z. B. bei der Brustaorta der Fall, die in situ etwa 15—20 % längsgedehnt ist.

Andere Momente spielen bei der Ascendens und dem Arcus eine Rolle. Aus der Dehnungskurve kann man ersehen, daß der systolische Druckzuwachs eine rund 7prozentige Verlängerung dieses Abschnittes bewirkt. Allerdings ist dabei die Einschränkung zu machen, daß diese Verlängerung, wenn sie der Blutdruck erzeugt, nicht ganz so hoch ausfallen kann, weil sie durch die gleichzeitige Querdehnung des Gefäßes etwas erschwert wird.

Dagegen ist für die Längsdehnung des Anfangsteils ein anderer Mechanismus wirksam, der bisher nicht genügend beachtet wurde, das ist die Verschiebung der Herzkammerbasis, in welche die Aorten- und Pulmonaliswurzel eingelassen sind. Die Verschiebung der sog. „Ventilebene“ (Graf Spee) ist bei Tieren schon länger beobachtet. In einem Film von Benninghoff und Nitzsche ist dieser Vorgang bei Tritonlarven sehr schön zu verfolgen. Böhm e (1935) hat die Verschiebung beim Hund beschrieben. Auch am menschlichen Herzen kann man sie bei Verkalkung des anulus fibrosus im Röntgenfilm sehen. Die Exkursionen der Ventilebene sind nicht allzu groß, in der Systole nähert sie sich der Herzspitze um rund 15 mm, um den gleichen Betrag wird auch die aufsteigende Aorta gedehnt. Man könnte vielleicht meinen, daß die Kammerbasis beim Tiefertreten einfach den gesamten Aortenbogen mit herabziehe, ohne daß die Ascendens dabei nennenswert gedehnt würde. Indessen ist zu bedenken, daß das ausgetriebene Blut gegen den Arkus andrängt, daß er ferner durch die Anonyma und die Carotis elastisch aufgehängt ist und dadurch in seiner Lage weitgehend gehalten wird. Auch die Beobachtungen von Timm sprechen gegen eine solche Verlagerung.

Die Aorta ascendens und der Arcus fassen also die systolisch ausgeworfene Blutmenge, indem sie — unabhängig vom Druckanstieg — längsgedehnt und gleichzeitig infolge des Druckanstiegs erweitert werden. Wegen des geringen Dehnungswiderstands in der Längsrichtung, der auch bei größeren Verlängerungen nur wenig ansteigt, ist die Dehnbarkeit in der Querrichtung nicht

sonderlich erschwert. Die Längsdehnbarkeit der aufsteigenden Aorta tritt auch noch bei einem weiteren Vorgang maßgebend in Erscheinung: Während der Inspiration folgt das Herz dem absteigenden Zwerchfell. Nacheingehenden Untersuchungen von Hasselwander (1950) wird das Herz dabei nicht nur steil gestellt, sondern es senkt sich als ganzes im Thorax herab, in einzelnen Fällen sogar bis ins Hypochondrium. Beim inspiratorischen Tiefertreten übt das Herz also einen Zug auf die Aorta ascendens aus. Da die Längsdehnung aber leicht erfolgen kann, wird auch die systolische Querdehnung nur wenig gehemmt. Die aufsteigende Aorta ist demnach gegen die Atembewegungen ziemlich unempfindlich. Ihre hohe Längsdehnbarkeit erscheint unter diesen Gesichtspunkten auch als eine funktionelle Anpassung an die Verschiebung der Ventilebene und an die Atmungszustände.

Wenn wir nun die Volumenelastizität, d. h. den durch einen bestimmten Druckzuwachs erzeugten relativen Volumenzuwachs, für die einzelnen Aortenabschnitte gegeneinander abwägen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis: Vornehmlich in der Bauchaorta, aber auch in der Brustaorta erfolgt der Volumenzuwachs allein durch Querschnittsvergrößerung, da eine Verlängerung dieser Abschnitte wegen der bereits bestehenden Längsspannung nicht erfolgen kann. In der aufsteigenden Aorta und im Arkus kommt zu der Querschnittsvergrößerung zusätzlich noch eine Verlängerung, womit der Volumenzuwachs erheblich erhöht wird. Überschlagsmäßig können wir sagen, daß die Volumendehnbarkeit im Anfangsteil der Aorta am größten ist und nach caudal ständig abnimmt. Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, diese Verhältnisse quantitativ darzustellen. Auf eingehende mathematische Formulierungen ist dabei verzichtet, da die Übertragung der linearen Elastizität von Gefäßstreifen auf die Volumenelastizität des Gefäßrohres nicht exakt durchzuführen ist.

Die Volumenelastizität ist definiert durch den Volumen-Elastizitätsmodul κ , das Verhältnis von Druckzuwachs und dem dadurch bewirkten relativen Volumenzuwachs. Da dieses Verhältnis nicht linear ist, muß es als Differentialquotient angegeben werden: $\kappa = \frac{dp}{dV/V_0}$. Es genügt aber durchaus, wenn wir in unserem Fall mit dem Differenzenquotienten rechnen:

$$\kappa = \frac{\Delta p}{\Delta V} \cdot V_0. \quad (3)$$

Dieser Quotient wird bei gleichem Druckzuwachs um so größer ausfallen, je höher der Widerstand ist, den die Gefäßwand der Erweiterung

entgegensetzt, denn mit steigendem Dehnungswiderstand wird der Volumenzuwachs, also der Nenner des Quotienten kleiner. Wenn keine Verlängerung erfolgt, so ist der Volumenzuwachs gleich der Querschnittsvergrößerung, somit $\kappa = \frac{\Delta p}{\Delta Q} \cdot Q_0$. (4)

Wie groß ist nun der systolische Volumenzuwachs der Bauchaorta? Wir finden laut der Querdehnungskurve Abb. 1, daß der physiologische Druckanstieg in der Systole einen Dehnungszuwachs von 19% auf 22,4% verursacht. Geht man von der 19prozentigen diastolischen Dehnung aus, so ist das ein Zuwachs von 2,9%. Aus den Tabellen von Beneke, Kani und nach eigenen Messungen kann man den mittleren diastolischen Radius der Bauchaorta mit $r_d = 5,5$ mm angeben; systolisch vergrößert er sich um 2,9% auf $r_s = 5,66$ mm. Der Querschnitt der Bauchaorta in der Diastole beträgt $Q_d = 30,25 \cdot \pi$ mm² in der Systole $Q_s = 32,04 \cdot \pi$ mm². Die Blutdruckdifferenz Δp sei 70 mm Hg gleich 0,95 g/mm². Somit ergibt sich nach Gleichung (4)

$$\kappa_{\text{abdominalis}} = \frac{0,95 \cdot 30,25 \cdot \pi}{1,8 \cdot \pi} = 16,0 \text{ g/mm}^2.$$

Durch die natürliche Längsspannung der Bauchaorta wird die Querdehnung etwas erschwert, daher auch κ etwas größer ausfallen. Es soll aber trotzdem hier mit 16 g/mm² beibehalten werden.

Für die Brustaorta gilt der gleiche Ansatz. Die systolische Querdehnung beträgt hierbei 5,9% (von 30,0% bis 37,5%). Wegen $r_d = 8,5$ mm und $r_s = 9,0$ mm ist $Q_d = 72,2 \cdot \pi$ mm² und $Q_s = 81,0 \cdot \pi$ mm². Somit

$$\kappa_{\text{thoracica}} = \frac{0,95 \cdot 72,2 \cdot \pi}{8,8 \cdot \pi} = 7,8 \text{ g/mm}^2.$$

Den mittleren Radius der aufsteigenden Aorta samt Bogen können wir mit 10,7 mm diastolisch und 11,21 mm systolisch angeben. Das entspricht der aus dem Diagramm zu entnehmenden Querdehnung von 26 bis 32%, wobei die 26prozentige Dehnung wieder als Ausgangswert eingesetzt ist. Die jeweiligen Querschnitte betragen dann $114,5 \cdot \pi$ mm² und $125,7 \cdot \pi$ mm². Zu dieser Querdehnung tritt nun noch die erwähnte Längsdehnung von etwa 10%, so daß die Querschnittsfläche von $125,7 \cdot \pi$ mm² noch mit 1,1 multipliziert werden muß, um den relativen Volumenzuwachs zu erhalten. Dann ist

$$\kappa_{\text{ascendens}} = \frac{0,95 \cdot 114,5 \cdot \pi}{23,7 \cdot \pi} = 4,58 \text{ g/mm}^2.$$

In runden Zahlen geben wir die Volumen-Elastizitätsmoduln an:

Aorta ascendens und Arcus	5,0 g/mm ² ,
Aorta thoracica	8,0 g/mm ² ,
Aorta abdominalis	16,0 g/mm ² .

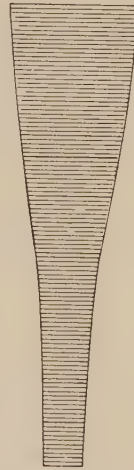
Aus dieser Aufstellung geht eindeutig hervor, daß die Volumen-dehnbarkeit als reziproker Wert des Volumen-Elastizitätsmoduls im Anfangsteil der Aorta am größten ist und nach distal schnell abnimmt. Das bedeutet ferner, daß die Windkesselwirkung in

Herznähe am stärksten zur Entfaltung kommt und zur Peripherie hin zunehmend geringer wird. Für die drei Abschnitte beträgt das Verhältnis 3,5:2:1. Diese Unterschiede sind so erheblich, daß die Vereinfachung der Rechnung gerechtfertigt ist. Sie fielen sogar noch größer aus, würde man die Längsspannung der Abdominalis in situ und die daraus resultierende erschwerte Dehnbarkeit der Quere nach berücksichtigen.

Die Wirksamkeit des zentralen Windkessels ist auf Abb. 4 graphisch dargestellt.

Die Wirkung beruht in den distalen Abschnitten auf dem Grad

Abb. 4. Graphische Darstellung der aus Quer- und Längsdehnbarkeit resultierenden Volumendehnbarkeit, die der Wirksamkeit des Windkessels entspricht. In der Breite des Feldes kommt die caudalwärts abnehmende Windkesselfunktion zum Ausdruck.



der Querdehnbarkeit, im Anfangsteil sowohl auf der Quer- als auf der Längsdehnbarkeit. Welchen Einfluß die glatte Muskulatur auf die Windkesselwirkung ausübt, läßt sich mit unserer Methode natürlich nicht bestimmen. Immerhin können wir soviel sagen, daß besonders die Querdehnbarkeit durch die Muskeln reguliert wird, während die Längsdehnbarkeit des Anfangsstückes ihrem Einfluß weitgehend entzogen ist. Ob die Längsdehnung durch Muskelwirkung erschwert oder erleichtert wird, spielt keine ausschlaggebende Rolle, da die Herzmuskulatur, die die Ventilebene mit der eingepflanzten Aorta herabzieht, auf alle Fälle so kräftig ist, daß sie auch eine erhöhte Längsspannung der Ascendens überwindet. Wir folgern daraus, daß die Regulierung des Windkessels vornehmlich im Brust- und Bauchbereich erfolgt, weniger im Anfangsteil der Aorta. Das entspricht auch der Mengenverteilung der glatten Muskulatur.

Wir haben bisher die Teilmoduln der einzelnen Abschnitte berechnet; wie groß ist nun der Volumen-E-Modul der ganzen Aorta von den Herzklappen bis zur Bifurkation? Zu diesem Zweck müssen wir noch die Länge der betreffenden Abschnitte kennen. Diese be-
tragen abgerundet:

Ascend. u. Arcus 150 mm, Thoracica 200 mm, Abdominalis 120 mm.
Das diastolische Volumen ergibt sich als Summe der Teilvolumina

$$\begin{array}{rcl} V_{asc} & = & 150 \cdot 114,5 \cdot \pi = 17175 \text{ mm}^3 \cdot \pi \\ V_{tho} & = & 200 \cdot 72,2 \cdot \pi = 14440 \text{ mm}^3 \cdot \pi \\ V_{abd} & = & 120 \cdot 30,2 \cdot \pi = 3624 \text{ mm}^3 \cdot \pi \\ \hline V_{tot} & = & 35239 \text{ mm}^3 \cdot \pi \end{array}$$

Ebenso das systolische Volumen

$$\begin{array}{rcl} V_{asc} & = & 165 \cdot 125,7 \cdot \pi = 20734 \text{ mm}^3 \cdot \pi \\ V_{tho} & = & 200 \cdot 81,0 \cdot \pi = 16200 \text{ mm}^3 \cdot \pi \\ V_{abd} & = & 120 \cdot 32,0 \cdot \pi = 3840 \text{ mm}^3 \cdot \pi \\ \hline V_{tot} & = & 40774 \text{ mm}^3 \cdot \pi \end{array}$$

Danach

$$\kappa_{total} = \frac{\Delta p \cdot Vd}{\Delta V} = \frac{0,95 \cdot 35239}{5535} = 5,87 \text{ g/mm}^2.$$

Dieser Wert des Gesamtmoduls ist offensichtlich nicht das Mittel der Teilmoduln. Man kann ihn auch nicht in einer Weise berechnen, indem man den reziproken Wert des Gesamtmoduls der Summe der reziproken Teilmoduln gleichsetzt:

$$\frac{1}{\kappa_{tot}} = \frac{1}{\kappa_1} + \frac{1}{\kappa_2} + \frac{1}{\kappa_3}.$$

Die Größe des Volumen-E-Moduls $\kappa_{tot} = 5,87 \text{ g/mm}^2$ stimmt nun recht gut überein mit den Werten, die Wezler u. Böger (1939) bei mittleren Altersgruppen in vivo gefunden haben: Zum Vergleich müssen wir $5,87 \text{ g/mm}^2$ in CGS-Größen umwandeln und erhalten

$$\kappa_{tot} = 575 \cdot 10^3 \text{ dyn/cm}^2.$$

Die Werte für κ in der Tabelle 36, Seite 432 der genannten Arbeit von Wezler u. Böger müssen noch mit der Dichte des Blutes $= 1,06 \text{ g/cm}^3$ multipliziert werden, dann ergibt sich:

Altersklasse (Jahre)	κ (10^3 dyn/cm^2)
26—30	320
31—38	657
46—48	892

Der Mittelwert für die drei Altersklassen beträgt $623 \cdot 10^3 \text{ dyn/cm}^2$, er liegt somit etwas höher als der von uns gefundene. Das ist auch zu erwarten, da Wezler und Böger die Elastizität des zentralen

Windkessels von den Herzklappen bis zum Leistenband messen, sie schließen also noch die beiden Ilicae ein. Da diese einen noch höheren Modul als die Bauchaorta besitzen, muß natürlich der Gesamtmodul über die ganze Länge größer ausfallen. Eine bessere Annäherung an die Werte, wie sie Wezler und Böger an der lebenden Aorta in situ beobachteten, kann man nicht verlangen, und schon gar nicht, wenn man bedenkt, daß die Wirkung der glatten Aortenmuskeln mit der Methode der Streifendehnung nicht erfaßt werden kann.

Greisenaorten

Aus vielen Untersuchungen (s. Wezler und Böger 1939) ist bekannt, daß die Dehnbarkeit der Aortenwand im Alter geringer wird. Es bildet sich eine zunehmende Erstarrung heraus. Das geht mit aller Deutlichkeit aus dem Anstieg der Pulswellengeschwindigkeit hervor. Es erhebt sich hier die Frage, ob diese Erstarrung alle Abschnitte gleichmäßig betrifft, oder ob einzelne Abschnitte besonders bevorzugt sind. Die zweite Möglichkeit ist deswegen wahrscheinlicher, weil nach Angabe der Pathologen die Arteriosklerose der Aorta vorwiegend im Bauchteil lokalisiert ist. Die Dehnungskurven von Greisenaorten sollen darüber Aufschluß geben. Es handelt sich wie erwähnt um 10 Personen im Alter von 63—79 Jahren. Die Mittelwertskurven der Querstreifen sind in Abb. 5 wiedergegeben. Ohne nähere Analyse fällt sofort der steile Anstieg der Kurven auf, wobei die Reihenfolge Thoracica, Ascendens, Abdominalis die gleiche wie bei der mittleren Altersgruppe ist. Der Dehnungswiderstand (E-Modul) der drei Abschnitte ist für beide Altersklassen in der Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3

	Altersklasse (Jahre)		Zunahme des E-Moduls
	22—51	63—79	
Ascend. Arcus	110	310	182%
Thoracica	80	230	188%
Abdominalis	160	340	112%

Der Elastizitätsmodul der Querstreifen nimmt also im Alter bei der aufsteigenden und Brusttaorta viel stärker zu als bei der Bauchtaorta. Das bedeutet, daß gerade die dehnbarsten Abschnitte am

meisten der Erstarrung anheimfallen. Die in den mittleren Lebensjahren deutlichen Elastizitätsunterschiede der Gefäßabschnitte werden im Alter einander angeglichen, nivelliert.

Welchen Einfluß hat das nun auf die Volumendehnbarkeit, also die Windkesselwirkung? Zur Beantwortung dieser Frage wurde genau wie im vorigen Abschnitt die durch den Blutdruck erzeugte Wandbelastung nach den Gleichungen (1) und (2) berechnet. Unter Berücksichtigung der Durchmesser- und Wandstärkenzunahme der Aorta und der Blutdruckerhöhung im Alter ergeben sich systolische und diastolische Werte, die auf den Kurven der Abb. 5 jeweils bezeichnet sind.

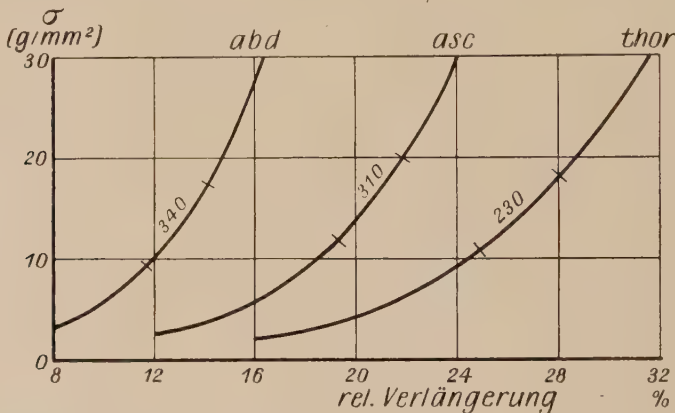


Abb. 5. Spannungsdiagramme von Querstreifen. Altersgruppe: 63—79 Jahre. Aus der geringen Dehnungsverlängerung und dem steilen Kurvenanstieg ist die Starre der Aortenwand im hohen Alter ersichtlich.

Für die Bauchaorta findet sich eine systolische Querdehnung von 11,8 bis 14,2% entsprechend einer Zunahme von 2,15%. Der diastolische Radius ist $r_d = 7,0$ mm, der systolische $r_s = 7,15$ mm. Die Blutdruckdifferenz wird wiederum mit $0,95$ g/mm² eingesetzt. Dann ist

$$\kappa_{\text{abdominalis}} = \frac{\Delta p \cdot Q}{\Delta q} = \frac{0,95 \cdot 49 \cdot \pi}{2,12 \cdot \pi} = 22,0 \text{ g/mm}^2.$$

Die systolische Querschnittsvergrößerung kommt hierbei voll zur Geltung, da die natürliche Längsspannung der Bauchaorta im Greisenalter soweit reduziert ist, daß sie der Querdehnung keinen nennenswerten Widerstand entgegensetzt. Die Längsspannung hat bei Greisen etwa die Größe, die der Blutdruck erzeugen würde. In manchen Fällen ist sie sogar geringer, so daß es zu einer Schlängelung der Bauchaorta in der Systole kommen kann.

In der Brustaorta ist die natürliche Längsspannung etwa gleich der blutdruckbedingten. Auch hier entspricht die Volumenzunahme der

Querschnittszunahme. Der diastolische Radius beträgt $r_d = 10,0$ mm. Der systolische $r_s = 10,25$ mm bei einer Dehnung von 2,5%. Daher

$$\kappa_{\text{thoracica}} = \frac{0,95 \cdot 100 \cdot \pi}{5,06 \cdot \pi} = 18,8 \text{ g/mm}^2.$$

Die aufsteigende Aorta und der Bogen erfahren eine Querdehnung von 2,16%, dazu kommt eine Längsdehnung durch die absteigende Ventilebene von 6—7%, so daß

$$\kappa_{\text{ascendens}} = \frac{\Delta p \cdot V}{\Delta V} = \frac{0,95 \cdot 144 \cdot \pi \cdot l}{16 \cdot \pi \cdot l} = 8,55 \text{ g/mm}^2.$$

Die Längsdehnung der Aorta ascendens ist geschätzt. Es liegt hier eine gewisse Ungenauigkeit. Die Längsdehnbarkeit ist bei Greisen gegenüber dem mittleren Alter erschwert, wie aus der Kurve Abb. 6 hervorgeht.

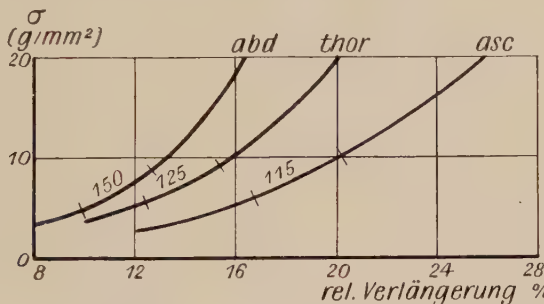


Abb. 6. Spannungsdiagramme von Längsstreifen. Altersgruppe: 63—79 Jahre.

Wenn auch die Ventilebene in beiden Altersklassen um ca. 15 mm absteigt, so kann doch bei Greisen wegen der verminderten Längsdehnbarkeit der Scheitel des Aortenbogens etwas herabgezogen werden, wodurch dann die Verlängerung der Ascendens geringer ausfällt.

Der Volumen-Elastizitätsmodul des gesamten Aortenrohrs bis zur Teilung, berechnet wie im vorigen Abschnitt, beträgt

$$\kappa_{\text{total}} = 12,37 \text{ g/mm}^2.$$

Auch dieser Wert stimmt gut mit dem von Wezler u. Böger gefundenen überein. Die Autoren geben für 64—67jährige $\kappa = 1255 \cdot 10^3 \text{ dyn/cm}^2$ an, das sind $12,80 \text{ g/mm}^2$.

In der folgenden Tabelle wird noch einmal eine Übersicht über die Moduln beider Altersgruppen gegeben.

Tabelle 4

Alters- klasse	κ ascendens	κ thoracica	κ abdominalis	κ gesamte Aorta
22—53	5,0	8,0	16,0	6,0
63—79	9,0	19,0	22,0	12,5
Zunahme	87%	140%	37.5%	110%

Wir sehen, daß α in der Brustaorta im Alter am stärksten zunimmt, in der aufsteigenden Aorta und vor allem in der Bauchaorta ist das lange nicht so ausgeprägt. Das geringere Anwachsen des Moduls im Anfangsteil beruht auf der im Alter zwar eingeschränkten, aber noch vorhandenen systolischen Längsdehnung dieses Abschnittes, während in den distalen Teilen nur die Querdehnbarkeit maßgebend ist, und diese ist in der Brustaorta relativ stärker herabgesetzt als im Bauchteil. So scheint der (in Querrichtung) sonst dehnbarste Abschnitt von den Alterungsprozessen hochgradiger betroffen zu sein als die von vornherein weniger verformbare Bauchaorta. Für den Windkessel heißt das: das Wirksamkeit läßt im ganzen nach, sie ist jedoch in der aufsteigenden und Bauchaorta weniger eingeschränkt als im Brustteil.

Nach Angabe der Pathologen geht die diffuse Sklerose der Aorta mit vermehrter Einlagerung kollagener Fasern einher. Sie beginnt normalerweise im Bauchbereich und befällt in höherem Alter auch zunehmend die Brustaorta. Die mit der Vermehrung zugfester Elemente verbundene Abnahme der Dehnbarkeit macht sich in leicht verformbaren Abschnitten wie der Brustaorta stärker bemerkbar als in der Bauchaorta, deren Wand von vornherein relativ viel kollagenes Gewebe enthält. Wenn man die Erstarrung der Greisenaorta auf eine diffuse Sklerose zurückführt, so ist es durchaus verständlich, daß gerade die Brustaorta am stärksten in der Wirksamkeit des Windkessels Einbuße erleidet.

Zusammenfassung

Den vorliegenden Untersuchungen liegen folgende Fragen zugrunde: 1. Was läßt sich mit Zugfestigkeitsproben über die quantitative Zusammensetzung der Aortenwand aus ihren Bauelementen und deren Anordnungsweise aussagen? 2. In welchem Maße sind die einzelnen Abschnitte der Aorta an der Wirksamkeit des gesamten zentralen Windkessels beteiligt? Die Untersuchungsmethode bestand in einer Dehnung von Längs- und Querstreifen aus verschiedenen Regionen menschlicher Aorten.

Zu 1. Bei Erwachsenen mittleren Alters ist die Zugfestigkeit sowohl in Quer- wie in Längsrichtung am höchsten in der Bauchaorta, dann folgt die aufsteigende Aorta mit dem Arkus, am geringsten ist sie im Brustbereich. Da für die Zugfestigkeit letztlich das kollagene Faserwerk maßgebend ist, läßt sich auf dessen Anteil am Aufbau der Gefäßwand schließen.

Die Aorten von Neugeborenen zeigen gegenüber Erwachsenen eine 2—3 mal größere Festigkeit. Man kann darin wohl eine funktionelle Anpassung an die höhere Leistungsfähigkeit des foetalen Kreislaufs erblicken.

Die Isthmus aortae ist in Zugfestigkeit und Dehnbarkeit der variabelste Abschnitt. Man könnte ihn als schwache Stelle der Aorta bezeichnen.

Zu 2. Die Windkesselwirkung ist in herznahen Abschnitten der Aorta am größten und nimmt caudalwärts ständig ab. Die Bauch-aorta stellt bei weitem den starrsten Abschnitt dar. Im Brust- und Bauchbereich beruht die Windkesselfunktion wegen der in situ dort vorhandenen Längsspannung fast nur auf der Querdehnbarkeit des Gefäßes. Im Anfangsteil tritt zu der Querdehnung noch eine Längsdehnung hinzu, die durch die systolisch absteigende Ventilebene hervorgerufen wird. Damit vergrößert sich die Windkesselwirkung erheblich.

Beim inspiratorischen Tiefertreten des Herzens wird der Längsdehnungswiderstand der Aorta ascendens kaum erhöht. Damit ist der Windkessel den Atemzuständen entzogen, und die leichte Längsdehnbarkeit dieses Aortenabschnittes erscheint als eine funktionelle Anpassung an die Herzbewegungen bei der Atmung.

Im Greisenalter verliert der zentrale Windkessel in den einzelnen Abschnitten verschieden stark an Wirksamkeit. Den größten Elastizitätsverlust erleidet die Brust-aorta, während die von vorn herein starrere Bauch-aorta nur eine geringe Abnahme der Elastizität aufweist. Auf diese Weise werden die in mittleren Jahren bestehenden Elastizitätsunterschiede der Gefäßabschnitte im Alter ausgeglichen. Die Erklärung besteht darin, daß mit der Sklerosierung der Wand vermehrt Bindegewebe eingelagert wird. Die dadurch hervorgerufene Verfestigung macht sich besonders in den leicht dehnbaren Bereichen bemerkbar, weniger in der bindegewebsreichen Bauch-aorta.

Zur Elastizität der menschlichen Aorta

Zusammenfassung

Die Windkesselwirkung der menschlichen Aorta wird gegen die Peripherie hin ständig geringer. Im Greisenalter verliert der Windkessel in den einzelnen Aortenabschnitten verschieden stark an Wirksamkeit, womit die in mittleren Lebensjahren bestehenden Elastizitätsunterschiede nivelliert werden.

Краткое содержание

Кругодействие аорты постепенно снижается у периферии. В старческом возрасте кругодействие снижается в отдельных частях аорты, что способствует в средних годах жизни выравниванию кругодействия аорты.

Summary

The "air-chamber" effect of the human aorta continuously weakens in the peripheral direction. In old age, the "air-chamber" of the individual aorta segments decreases in efficiency, and this in a varying degree, thus levelling the differences of elasticity existing in the middle age.

Résumé

L'effet de chopinette d'air de l'aorte humaine diminue de plus en plus vers la périphérie. Dans la vieillesse la chopinette d'air perd, en mesure différente, de son efficacité dans les diverses sections de l'aorte, d'où le nivellement des différences d'élasticité existantes dans l'âge viril.

Literatur

- Beneke, F. W.: Schr. Marburger Ges. z. Beförd. ges. Naturwiss. **11** (1879) Suppl. 2, 3, 4. — Benninghoff, A.: Über die Beziehungen zwischen elastischem Gerüst und glatter Muskulatur in der Arterienwand und ihre funktionelle Bedeutung. *Z. Zellforsch.* **6** (1927). — Ders.: Über das elastische Gerüst der Aorta. *Verh. anat. Gesellsch. Frankfurt. Anat. Anz.* **66** (1928) Erg. H. — Ders.: Blutgefäße und Herz. Im Hdb. d. mikrosk. Anatomie d. Menschen VI (1930) Teil 1. — Ders.: Anatomische Grundlagen der Beziehungen von Atmung und Kreislauf. XI. Fortbild. Leherg. Nauheim (1935). — Ders.: Bau und Mechanik der Aortenwand unter Berücksichtigung der operativen Behandlung der Isthmusstenose. *Chirurg* (1950) 276—280. — Benninghoff und Nitzschke: Gestaltwechsel des Herzens in der Funktion. Unterrichtsfilm. — Böhme, W.: Über den aktiven Anteil des Herzens an der Förderung des Venenblutes. *Erg. Physiol. usw.* **38** (1936). — Ders.: *Klin. Wochenschr.* (1935) 986. — Dragendorff, O.: Die Gefäße des Stammes und der Gliedmaßen. Im Hdb. der Anatomie des Kindes. **2** (1938). — Ebner, V. v.: Über den Bau der Aortenwand, besonders der Muskelhaut derselben; zit. nach Ber. über d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol. (1871). — Frank, O.: *Z. Biol.* **71** (1920) 256 u. *Z. Biol.* **88** (1928) 93. — Ders.: *S.-B. Ges. Morph. u. Physiol. Münch.* (1926) 44. — Fuchs, R. F.: Die Längsspannung der Aorta. *Zbl. Physiol.* **12** (1898). — Ders.: Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefäßsystems. *Arch.*

Physiol. (1900). — Grünstein, M.: Über den Bau der größeren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen. Arch. mikr. Anat. **47** (1896). — Hiller, R.: Über die Elastizität der Aorta. Diss. Halle/S. (1884) zit. nach Triepel. — Hochrein, M.: Münch. med. Wschr. (1926) 1513. — Kani, S.: Systematische Lichtungs- und Dickenmessungen der großen Arterien und ihre Bedeutung für die Pathologie der Gefäße. Virch. Arch. **201** (1910). — Kokott, W.: Über den funktionellen Bau des elastischen Gerüsts der Aortenwand. Z. Zellforschg. **8** (1929) 772. — Kumagai, K.: Über den feineren Bau des Arcus aortae. Okayama-Igakkai-Zasshi 1926, zit. n. Benninghoff (1930). — Rollhäuser, H.: Konstitutions- und Altersunterschiede in der Festigkeit kollagener Fasern. Morph. Jb. **90** (1950) 157. — Rössle, R.: Wachstum und Altern der großen Arterien und ihre Beziehung zur Pathologie des Gefäßsystems. Münch. med. Wschr. **19** (1910). — Schwalbe, G.: Über Wachstumsverschiebungen und ihren Einfluß auf die Gestaltung des Arteriensystems. Jena Z. Naturwiss. **12** (1878) 267. — Stahel, H.: Über Arterienispindeln und die Beziehung der Wanddicke der Arterien zum Blutdruck. Arch. Anat. (1886) 45 u. 307. — Suter, F.: Über das Verhalten des Aortenumfanges unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Arch. exp. Path. u. Pharm. **39** (1897). — Thoma, R.: Die Rückwirkung des Verschlusses der Nabelarterien und des arteriösen Ganges auf die Struktur der Aortenwand. Virchows Arch. **93** (1883). — Ders.: Über die Strömung des Blutes in der Gefäßbahn und die Spannung. Beitr. path. Anat. **66** (1920). — Triepel, H.: Einführung in die physikalische Anatomie. Wiesbaden (1902). — Vierordt, H.: Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen (1906). — Wezler, K. u. Böger, A.: Die Dynamik des arteriellen Systems. Der arterielle Blutdruck und seine Komponenten. Erg. Physiol. **41** (1939) 292.

Buchbesprechung

Hermann Hoepke: Leitfaden der Histologie des Menschen, Springer-Verlag Berlin-Göttingen-Heidelberg 1950, 160 S. mit 136 z. T. farb. Abb. Preis: geheftet 12 DM, gebunden 15 DM.

Ziel des Buches soll die Klarlegung der morphologischen Zusammenhänge aller Teile und die Betonung der Einheit des Körpers sein. Der Verfasser weicht deshalb von der üblichen histologischen Einteilung ab und stellt die ubiquitären Systeme (Bindegewebe, Blutgefäße, Nerven) in den Vordergrund.

Nach einem kurzen Überblick über die Zelle, wobei auch hier das Verhältnis zum Ganzen und der Einbau in Histosysteme und höhere Einheiten besonders betont wird, behandelt er zunächst Binde- und Fettgewebe, dann Kreislauforgane, Blut und Nervengewebe. Es folgen Epithelien und epitheliale Organe, Organe des Bewegungsapparates, Eingeweide — in der üblichen Reihenfolge —, Haut und Sinnesorgane. Dabei wird bewußt auf viele Einzelheiten verzichtet und die Beschreibung nur auf die Organe erwachsener Menschen beschränkt. Am besten gelungen erscheinen die Kapitel Drüsen, Milz und Geschlechtsorgane.

Im ganzen gesehen ist schon der Versuch beachtlich, einmal unter einer anderen Aufgliederung und Betonung einiger weniger Gesichtspunkte die mikroskopische Anatomie des Menschen zu beschreiben. Trotz der Kürze der Darstellung sind auch die wichtigsten funktionellen Strukturen berücksichtigt. Als Lehrbuch — was es auch nicht sein will — dürfte sich das Werk wegen seiner Kürze und Verzicht auf Systematik und Klärung histologischer Begriffe weniger eignen.

Bei einer Neuauflage wäre noch daran zu denken, ob nicht einige Zeichnungen ergänzt oder erneuert werden könnten. So sind einzelne Abbildungen (z. B. 5, 6, 20, 87) so schematisiert, daß das Typische des betreffenden Gewebes nicht genügend herauskommt. Sehr interessant sind dagegen die Phasenkontrastaufnahmen.

Der Druck von Text und Bildern wie auch die sonstige Ausstattung des Buches sind, wie man es vom Springer-Verlag gewohnt ist, ausgezeichnet.

H. Krantz (Marburg)

*Aus dem Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu Hannover
(Direktor: Professor Dr. R. Nickel)*

Untersuchungen zu einer funktionellen Betrachtung des Myometriums vom Rind¹

Von

F. Preuß

Mit 41 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 15. Juni 1953)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung und Fragestellung	194
II. Die Ringsmuskulatur und ihr funktionelles Verhalten . .	203
A. Die Ringsmuskulatur der Gebärmutterhörner	203
1. Die Verhältnisse beim Kalbe	203
2. Beziehungen der Architektur der Ringsmuskulatur der Gebärmutterhörner des Kalbes zur späteren Funktion	212
3. Die Ringsmuskulatur am nichtträchtigen Uterushorn des geschlechtsreifen Rindes	217
4. Die Ringsmuskulatur des trächtigen Hornes	222
5. Zur Neubildung von Muskelfasern und ihre Bedeutung für die Umfangsvermehrung	238
B. Die Ringsmuskulatur des Uteruskörpers und am Übergang zum Uterushorn	245
C. Die Ringsmuskulatur der Cervix und das „Cervixgewebe“	248
III. Die Längsmuskulatur und ihr funktionelles Verhalten . .	277
IV. Gesamtfunktionelle Betrachtung des Myometriums des Rindes	288
A. Der Rinderuterus als Tragsack bzw. Fruchthalter während der Schwangerschaft	291
1. Die Brutraumvergrößerung während der Schwanger- schaft	291
2. Der Brutraumverschluß während der Schwangerschaft	295

¹ 2. Teil der Habilitationsschrift 1952, Hannover.

B. Der Rinderuterus als Gebärmuskel unter der Geburt . . .	297
1. Die Brutraumverkleinerung	297
2. Der Brutraumverschluß als Geburtsweg	299
V. Schlußbetrachtung	312
VI. Zusammenfassung	315
VII. Erwähntes Schrifttum	316

I. Einleitung und Fragestellung

Das besondere medizinische Interesse an den weiblichen Geschlechtsorganen erklärt sich aus ihren Aufgaben. Stellen sie doch einen zentralen Organapparat für das Leben schlechthin dar, der bei Mensch und Haussäugetieren durch Domestikationseinflüsse mannigfaltiger Gefährdung ausgesetzt ist. Und jeder Abschnitt dieser Generationsorgane wirft seine eigenen Probleme auf.

In der Veterinärmedizin ist der Uterus des Rindes wegen der wirtschaftlich dominierenden Stellung dieses Tieres immer wieder zum Gegenstand von Untersuchungen gemacht worden. Unmittelbarer Anlaß dazu war vielfach seine eigentümliche Cervix, deren nicht seltene Dysfunktion in der Eröffnungsphase des Geburtsaktes eine Erklärung verlangt. Da die Morphologie ihren Anspruch, durch eine ganz intensive Hinwendung zur Funktion an der Klärung derartiger Fragen mitzuwirken noch nicht entdeckt hatte, blieb es bisher bei analytisch-deskriptiven Untersuchungen des Rinderuterus. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die direkte Ergründung eines öfteren Versagens eines Organes heute Sache der Anatomen wäre. Die Anatomie ist nach wie vor ein bestandaufnehmender und die Norm erklärender Wissenszweig. Wenn danach der „normale“ Bau von Organen auch in funktionseller Hinsicht bekannt ist, kann sich das für alle praktischen Fragen nur förderlich auswirken. Die Apostrophierung des Normalen weist aber auf eine der Schwierigkeiten hin, die sich bei der Materialbeschaffung zur Untersuchung dieses Organes allgemein und beim Rinde aus wirtschaftlichen Gründen besonders ergeben. Um ein Beispiel anzuführen, ist gerade beim Uterus des Rindes, die Schleimhautverhältnisse der Portio betreffend, nach Wille und Williams-Beller schon einmal als normal angesprochen worden, was sich hinterher als abnorm erwies. Dazu kann vom Uterus eines Kalbes oder einer Färse nicht gesagt werden, wie er sich im Geburtsakt verhalten hätte, und bei Organen von Kühen ist es praktisch unmöglich, beim Bezug der am

Schlachthof als Konfiskate anfallenden Uteri Daten über ihr bisheriges spezielles funktionelles Verhalten zu erlangen. Es konnte nur so verfahren werden, daß alle offensichtlichen Abnormitäten, wie Spangenbildungen, Retentio, entzündliche Prozesse, Traumata usw. mit wenigen Ausnahmen ausschieden. Weiter ist es schwierig, Uteri bestimmter Funktionsphasen zu erhalten. So stammten die wenigen puerperalen Uteri von einer verschleppten Retentio secundinarum, einer fraglichen Frühgeburt und einem Uterusvorfall nach siebenmonatiger Trächtigkeit. Schließlich wäre es auf Grund der besonderen Innenreliefbildung der Rindercervix für die praktische Entscheidung der Frage vor allem nach dem Aufgebrauchtwerden, jenem Verstreichen, ihrer Querfalten unter der Geburt wertvoll, eine Cervix intra partum zu fixieren und zu untersuchen; denn nur so hinterläßt „der Stempel, den die Funktion der Form aufdrückt und uns bis zu einem gewissen Grade noch nach dem Tode die Funktion während des Lebens verrät“ (de Snoo) unmittelbar post partum genügende Spuren. Trotzdem erlaubt das untersuchte Material im Verein mit Literaturangaben und eigenen klinischen palpatorischen Feststellungen Aussagen zur funktionellen Betrachtung des Rinderuterus, denen gegenüber der Mangel an Organen bestimmter Funktionsphasen nicht entscheidend ist.

Das Verstreichen der Portiofalten hat beim menschlichen Uterus eine Parallele, und es ist aus der funktionellen und morphologischen Ähnlichwertigkeit aller Säugeruteri heraus sicher manches theoretisch Vergleichbare zu erwarten. Daher wurde zur Literatur über den Uterus des Rindes die der anderen Haussäuger und auch die über den menschlichen Uterus berücksichtigt. Hierbei kommt sinnfällig zum Ausdruck, wie dem natürlich gegebenen Mangel an klinischen Daten beim Rinderuterus eine wenn auch widerspruchsvolle Differenziertheit der Angaben über den Uterus des Menschen gegenübersteht. Es kann nicht anders sein, als daß auch diesbezüglich aus bestimmten baulichen Gewebsanordnungen auf bestimmte funktionelle Verhaltensweisen geschlossen werden kann, womit dem Fortschritt der Erkenntnis auch der Klinik gedient ist.

Die funktionelle Anatomie erstrebt als ganz bestimmte Auskunft von ihren Untersuchungsobjekten die bauliche Eignung zur Funktion. Ihre Fragestellung hat einen neuen Abschnitt anatomischer Forschung eingeleitet, indem sie in jedem speziellen Unter-

suchungsfall mitten in die Problemstellung hineinführt und einen Teil der Ergebnisse ausmacht. Sie ist nämlich eine logische Bereitstellung, die überschlägig, aus der mehr oder weniger eingehenden Kenntnis der Funktion des untersuchten Organes heraus, ganz allgemeine Anforderungen an dessen Bau stellt und die vorliegenden Angaben nach diesem Gesichtspunkt bewertet. Es liegt in der Natur der Sache, daß dabei weniger das „Ob“ als das „Wie“ der baulichen Eignung zur Funktion in Frage steht. Ist damit die allgemeine Richtung gegeben, so bleiben die speziellen Untersuchungsergebnisse doch völlig offen. Dieses wird auch dadurch unterstrichen, daß zu ihrer Feststellung neue Untersuchungsmethoden, die zum Teil gewebsspezifisch sind wie bei der histologischen Färbung, oft erst geschaffen werden müssen, um überhaupt zu einer Aussage zu kommen.

Funktionell-anatomische Untersuchungen sind an den Uteri unserer Haussäugetiere noch nicht angestellt worden. 1930 aber hat Goerttler über die Architektur der Muskelwand des menschlichen Uterus berichtet. Da der Uterus ein Hohlmuskel ist, steht bei der Betrachtung seiner Mechanik die Muskulatur als in der Endphase der Schwangerschaft aktives Moment im Mittelpunkt des Interesses. Goerttler stellt sie als zwei gegensinnig drehende Raumspiralsysteme dar, deren dehnungs- und wachstumslose Weiterstellung durch Abwicklung beider Spiraltouren mechanisch die Lumenvergrößerung und Wandverdünnung des schwangeren Uterus erklären soll. Auf Einzelheiten dieser Arbeit und auf danach erfolgte Veröffentlichungen soll später an jeweils passenden Stellen eingegangen werden.

Die Muskulatur der Wand des Rinderuterus wird nach übereinstimmenden Angaben durch eine oberflächliche Längs- und eine tiefe Ringslage¹ gebildet. Sie ist in ein lockeres Bindegewebe eingebettet, das lumenwärts in die Propria der teils drüsenhaltigen Mucosa und außenwärts in die Propria der Serosa übergeht. Zwischen beiden Muskellagen oder (kaudal) außen in der Ringslage liegt als Stratum vasculosum eine Ansammlung von Gefäßen, die über das Mesometrium hierher gelangen und sich von hier aus mucosa- und serosawärts verzweigen.

Dieser grob sehr einfache Bau der Uteruswand des Rindes hat

¹ Rings- wird als übergeordnete Bezeichnung für ring- bzw. kreisförmige, spiralige und schraubige Anordnung gebraucht. Spirale und Schraube werden dabei außer in Zitaten dadurch unterschieden, daß die Spirale in einer Ebene, die Schraube im Raum liegt. Beide sind unter Umständen ineinander überführbar.

weniger als beim menschlichen Uterus Anlaß gegeben, von einer wirr in allen Richtungen verlaufenden Muskulatur zu sprechen. Sofern das aber doch geschehen ist und gar von einer Verfilzung gesprochen wurde, sind solche Aussagen nicht auf die „funktionelle Waage“ zu legen, da sie ja ohne Beziehungen zur Funktion gemacht wurden. Die Bezeichnung „wirre, filzige Anordnung“, die Einteilung in „Schichten“ und die allgemeine Behauptung eines „Zirkulärverlaufs“ sind vorfunktionell und halten daher einem funktionellen Maßstab nicht stand. Zu welch neuen Überlegungen aber die funktionelle Fragestellung führt, ist am Uterus eindrucksvoll zu demonstrieren.

Der Uterus ist im weitesten Sinne ein besonderes Organ mit einem besonderen Verschluß, der Cervix. Die Sonderstellung wird durch die Funktion begründet. Der Hohlmuskel Uterus kann nämlich hinsichtlich des Tragens und Austreibens der Frucht zeit lebens funktionslos bleiben, und er ist auch dann, wenn er in diese Funktion tritt, keinem täglichen oder stündlichen Rhythmus unterworfen. Seiner Aufgabe, im Falle einer Schwangerschaft einen riesigen Brutraum zu schaffen, der beim Rinde um 75 Liter faßt, wird er synchron mit der Entwicklung der Frucht nur in Monaten gerecht, und zwar durch Vermehrung (Hyperplasie) bzw. Vergrößerung (Hypertrophie) aller seiner Bausteine.

Das sind längst erforschte Tatsachen, die, um nur einige zu nennen, von de Bruin, Frank, Götze, Richter und ihren Schülern in weitgehender Übereinstimmung gefunden wurden und die es nicht gestatten, z. B. vom Bau des juvenilen Organes ohne weiteres auf das schwangere zu schließen. Die Um-Gestaltung macht einen Um-Bau erforderlich, von dem von vornherein nicht gesagt werden kann, welcher Art er ist, ob er an einer gegebenen Konstruktion abläuft oder nicht und wie das geschieht. Keinesfalls arbeitet der Uterus nach Art irgendeines anderen Hohlorganes, dessen gegebene Materialien und Architektur eine zureichende Erklärung aller Funktionszustände zulassen müssen und fordern. Beim Uterus schafft erst die Kenntnis der „architektonischen Verwendung“ (Goerttler) des neu entstehenden Materials und seine jeweilige Topographie in den verschiedenen Funktionsphasen die Voraussetzung für die gedanklichen Erklärungsversuche seiner Bewegungsabläufe.

Obwohl Goerttler die Kenntnis der architektonischen Verwendung des hinzukommenden Baumaterials betont, läßt er dieses wesentliche Funktionsmerkmal des Uterus, eben den Materialzuwachs, doch unterbewertet und erklärt die Vergrößerung der Brutraumwandung durch Abwicklung und Ganghöhenänderung von in Länge und Masse konstanten Raumspiralsystemen. Hierauf komme ich noch zurück. Für

alle Uteri gültig, weil ihrer funktionellen Sonderstellung gerecht werdend, ist jedenfalls der Ausgangspunkt Goerttlers, indem er nicht den Kontraktionsvorgang, sondern die „Arbeitsstellung“ der Muskulatur als Voraussetzung für die Kontraktion zur Grundlage des funktionellen Verständnisses macht, jene Stellung, in welche die Muskulatur durch Monate hindurch erst gelangen muß, um die Frucht dann in wenigen Stunden ökonomisch-sinnvoll austragen zu können.

Die Fragestellung zum funktionellen Bau des Rinderuterus legt einen Blick auf die „Schichtenfrage“ nahe. Sie wurde zu Anfang unseres Jahrhunderts aufgeworfen durch den Versuch, die Uterusschichten den Schichten des Darmes gleichzusetzen. Williams hatte sich in dieser Richtung geäußert und Ellenberger versuchte den Vergleich durchzuführen, um später davon wieder abzurücken, wie sein Schüler Beiling klar nachweist. Nicht nur das vergleichend-anatomisch unhaltbare Vorgehen, wie Sobotta nachwies, sondern vornehmlich die funktionelle Unvergleichbarkeit des Uterus mit irgendeinem anderen Organ ließ diesen Versuch scheitern.

Die Uterusschleimhaut besitzt bekanntlich keine *Muscularis propriae* und keine *Submucosa*. Die funktionelle Erklärung hierfür dürfte lauten: weil sie offenbar nicht gebraucht werden. Dies gilt es zu begründen. Es wird nun einmütig angegeben, daß zu Beginn der Schwangerschaft der Tonus der Uterusmuskulatur absinkt, um danach bis zum Typus von Schwangerschaftswehen wieder langsam anzusteigen. Einer Phase absoluter Bewegungsruhe folgt also eine Phase von Kontraktionen, die sicher wenig mit dem Inhalt zu tun hat. Alle theoretisch denkbaren förderlichen Beziehungen der vor der Eröffnung vorhandenen Schwangerschaftswehen zur Frucht, wie Einfluß auf Stellung, Haltung, Ernährung usw. oder zur Wand selbst im Sinne einer Umordnung oder Steigerung der Ansprechbarkeit usw. müssen an Bedeutung zurücktreten gegenüber der Forderung, daß sie die Entwicklung nicht durch Gefährdung der plazentaren Verbindung und deren Folgen stören dürfen. Diese Kontraktionen müssen jene Verbindungen unangetastet lassen und an ihr vorbei ins Leere laufen. Hierzu könnte eine Verschiebeschicht nach Art einer *Submucosa* nützlich sein, und etwas derartiges dürfte beim Menschen und den Fleischfressern die sog. *Spongiosa propriae* mit darstellen. Bei den Wiederkäuern entsteht derselbe Effekt durch die mehr oder weniger gestielten Plazentome, die den Wehen keinerlei Angriffspunkte bieten. Beim Schwein sind die Verhältnisse bezüglich dieser Vorgeburtswehen wenig bekannt, während beim Pferde die Empfindlichkeit für jede von außen bewirkte Kontraktionserhöhung vielleicht deshalb so schnell zum Abort führt, weil dem mütterlichen Teil seiner Plazenta diffusa eine Verschiebeschicht mangelt.

Eine *Muscularis propriae* s. *mucosae*, die stets spezifisch auf die Schleimhaut wirkt, müßte in jedem Falle diese Gefährdung in sich

bergen und erhöhen. Beim Geburtsakt wären Kontraktionen einer *Muscularis propriae* ebenfalls kontraindiziert, da die Plazenta sich ja nicht lösen darf, ehe die Frucht geboren ist. Da sich andererseits der vordere Eipol¹ lösen muß, würde eine ausgeprägte submucöse Verschiebeschicht das derart gerichtete Bemühen der Wandmuskulatur erschweren und ins Leere laufen lassen.

Die funktionelle Unterscheidung des Uterus von allen anderen Organen mit der Hauptblickrichtung auf die außerordentliche Vergrößerung von Lumen bzw. Wandfläche unter gleichzeitiger Wandverdünnung und auf die darauffolgende Geburtsleistung führt weiter zu folgenden allgemeinen Überlegungen: Jeder irgendwie um sein Lumen herumlaufende Hohlmuskel wird bei Kontraktion das Lumen verkleinern und bei Erschlaffung dasselbe vergrößern. Eine Vergrößerung über das durch die Erschlaffung gegebene Maß hinaus, wie es für den Rinderuterus zutrifft, ist nur durch Dehnung, Wachstum (Hypertrophie), Zuwachs (Hyperplasie), Materialumlagerung oder durch eine Kombination von ihnen möglich. Die von Goerttler u. a. verwendeten Bezeichnungen Materialverschiebung und Weiterstellung (nach Sellheim) möchte ich nicht gebrauchen, weil sie zu starke Ortsveränderungen beinhalten bzw. mit solchen beladen worden sind, die, wie ich nachweisen werde, zumindest beim Rinderuterus bei Berücksichtigung des durch Wachstum und Zuwachs Möglichen geringer zu veranschlagen sind.

Angesichts des Substrates und der physiologischen Daten der glatten Muskulatur kann mit Goerttler die passive Dehnung der Brutraumwand durch die wachsende Frucht ausgeschlossen werden. Auch beim Rind bleibt die Uteruswand während der Gravidität dauernd schlaff und entspannt. Es kommen also nur noch Wachstum und Materialumlagerung und deren Kombination in Frage.

Durch Wachstum kann eine das Lumen konzentrisch umlaufende Ringmuskulatur jede Umfangvermehrung erklären, wenn die Summe der Verlängerung jeder einzelnen Muskelfaser die endgültige Peripherie ergibt. Für die Längszunahme des Uterus ist dieses Wachstum belanglos, das auch die Wandverdünnung nicht herbeiführen kann. Die Wand müßte im Gegenteil dicker werden, da die Muskelfasern auch an Dicke zunehmen. Die Verlängerung

¹ Unter Ei wird nicht nur die Eizelle, sondern auch die Frucht mit ihren sämtlichen Hüllen bis zur Geburt verstanden.

der Längsmuskulatur kann wiederum die Uterusverlängerung erklären, hat aber für die Umfangsvermehrung und Wandverdünnung keine Bedeutung. Ob beide Schichten beziehungslos nebeneinanderliegen oder miteinander verbunden sind und in einander übergehen, alle drei Bedingungen (Umfangsvermehrung und Längenzunahme des Brutraumes und die Verdünnung seiner Wand) sind durch Wachstum allein nicht erfüllbar. Es muß zusätzlich zum Wachstum noch ein Umlagerungsvorgang gefordert werden, und welcher Art dieser ist und wodurch er ermöglicht wird, kann erst nach Kenntnis der Architektur des Myometriums in den verschiedenen Phasen der Brutraumvergrößerung erschließbar sein.

Hinsichtlich der Cervix muß die funktionell-anatomische Fragestellung anderen Erwägungen folgen. Dieser nur zur Geburt weit geöffnete Abschnitt erfährt während der Schwangerschaft eine Verlängerung unter gleichzeitiger Wandverdickung, was als durch Wachstum bedingt angegeben wird (Kahrs). Nach de Snoo wird ein besonderes Cervixgewebe diesen Aufgaben gerecht, das sich färberisch besonders verhält. Eine ähnliche Beobachtung haben vorher Heinonen und Trautmann mitgeteilt. Das Cervixrohr hat zwar für diese Wachstumsvorgänge genau so viel Zeit wie der Uterus, aber das Lumen bleibt verhältnismäßig unverändert geschlossen, um dann für die kurze Zeit der Geburt ein Ausmaß der radiären Erweiterung zu erfahren, das nur durch stärkste Dehnung und Umlagerung möglich ist.

Die wesentlichen Unterschiede zwischen präzervikalem Uterus und Cervix sind also, mitbedingt durch verschiedene Gewebszusammensetzung ihrer Wände,

1. prinzipiell die dehnungslose, mit Umlagerungsvorgängen gekoppelte Wachstumsvergrößerung des präzervikalen Uteruslumens, der sich bei der Cervix stärkste Dehnung hinzugesellt, und
2. zeitlich eine Synchronie zwischen Wachstum und Umlagerung beim präzervikalen Uterus, welche Vorgänge bei der Cervix in dieser Reihenfolge nacheinander ablaufen und durch Dehnungsvorgänge vervollständigt werden.

Wie diese Forderungen im einzelnen erfüllt werden, muß in den Bausteinen und ihrem konstruktiven Einbau zum Ausdruck kommen und soll untersucht werden. Rückblicke auf bisherige

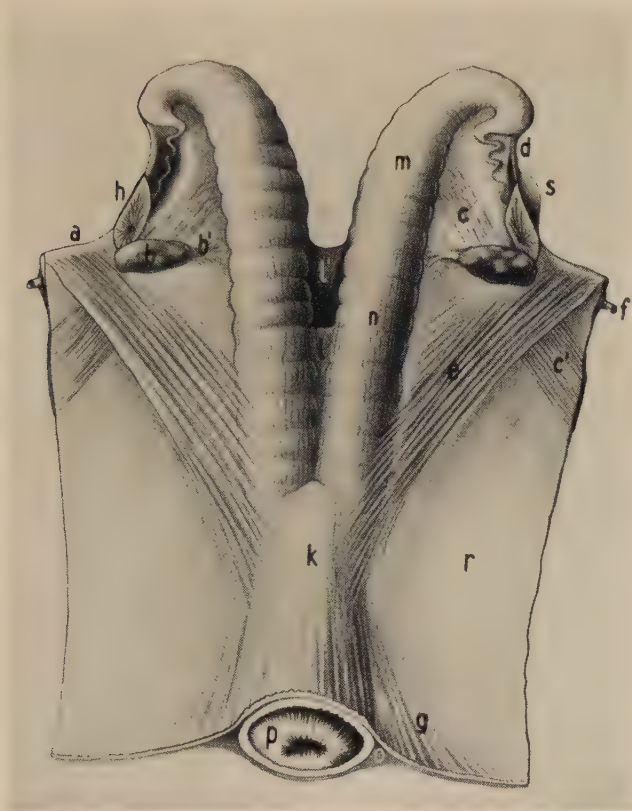


Abb. 1. Uterus des Kalbes. Dorsalansicht. Das Organ wurde an den Ligg. lata uteri aufgespannt fixiert

a Kranialrand des Lig. latum uteri; b Eierstock; b' Lig. ovarium proprium; c, c' Muskelzüge des ventrolateralen Blattes des Lig. latum uteri; d verstärkter freier Rand der Mesosalpinx (Lig. infundibulo-cornuale); e von kranio-lateral nach kaudomedial ziehende Muskelzüge des dorsomedialen Blattes des Lig. latum uteri; f A. uterina media, Ramus ovaricus; g von kaudolateral nach kranio-medial ziehende Muskelzüge des dorsomedialen Blattes des Lig. latum uteri; h Infundibulum mit Ostium uterinum tubae, k Uteruskörper, l, l' dorsales und ventrales Zwischenhornband; m Mittelabschnitt des Uterushornes; n Parallelabschnitt des Uterushornes; o Str. vasculosum; p Portio vaginalis uteri; r Lig. latum uteri; s „Segel“ der Bursa ovarica; t Cervix uteri

Angaben der Literatur und methodische Bemerkungen werden hierzu an entsprechenden Orten eingefügt.

Zur vorher notwendigen „Beschreibung und Einteilung des Rinderuterus nach funktionellen Gesichtspunkten“ soll einer vorausgegangenen gleichnamigen Arbeit (Preuß) das Folgende hier entnommen werden: Der Uterus bicornis des Rindes besteht aus zwei Hörnern, Cornua, einem kurzen Körper, Corpus, und dem Hals, Cervix. Die Hörner werden in drei Abschnitte eingeteilt. Der

kraniale oder Eileiterabschnitt reicht vom Ostium uterinum tubae bis zur Insertion der Mesosalpinx am Uterushorn (Abb. 1). Der sich anschließende Mittelabschnitt (*m*) endet an dem die Hörner verbindenden Lig. intercornuale (ventrale), das zugleich die (äußere) Bifurcatio uteri cranialis bezeichnet. Ihr folgt bis zur (inneren) Bifurcatio uteri caudalis, jener Horn-Körper-Grenze, der kaudale oder Parallelabschnitt (*n*). Die Lichtung des zwischen den

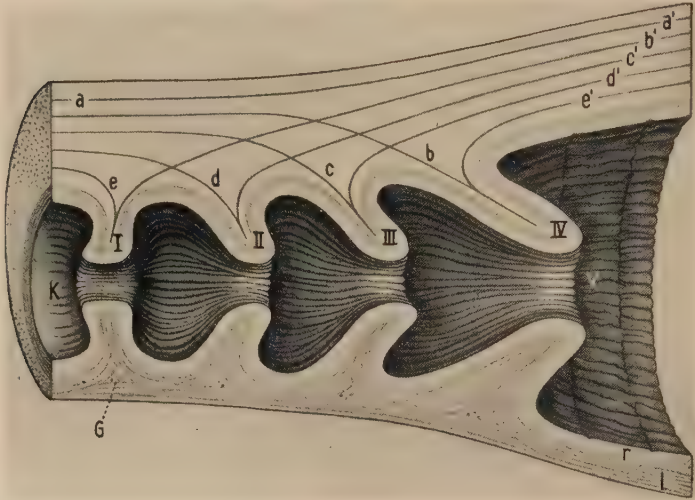


Abb. 2. Cervix eines Kalbes. Medianschnitt. Dorsaler Wandlängsschnitt zwecks Darstellung des Verlaufs der Cervixlängsmuskulatur schematisch verbreitert.

a, a' längs durchlaufende Anteile der dorsalen Cervixlängsmuskulatur; b—e von kranial kommende, b'—e' von kaudal kommende und in die Querfalten einstrahlende Längsmuskelzüge; I—IV Querfalten der Cervix: Orificiumfalte (I), Postorificiumfalte (II), Präportiofalte (III), Portiofalte (IV); K Corpus uteri; V Vagina; r Ringsmuskulatur; l Längsmuskulatur

Hörnern und dem Hals befindlichen Körpers (*k*) beträgt beim Kalb 2—3 mm, beim erwachsenen Tier 2—3 cm. Die Cervix des Rinderuterus ist durch besondere Faltenbildungen charakterisiert, bei denen ich, im Gegensatz zu anderen Autoren vom Kalbe ausgehend, neben den Längs- oder Schleimhautfalten, die die Cervixwand ringsum plissieren, in der Regel vier Quer- oder Muskelfalten unterscheide, deren Zahl, Form und Richtung post partum Veränderungen unterworfen ist, wie später noch ausgeführt wird. Die vier Falten (Abb. 2) heißen von kranial nach kaudal Orificiumfalte (I), Postorificiumfalte (II), Präportiofalte (III) und Portiofalte (IV). Der Form nach sind sie Ringfalten, Schraubenfalten oder Sichelfalten, deren wechselvolle Gestaltung und Lagerung bei je

einer der vier Falten in der erwähnten Arbeit niedergelegt ist und für die weiteren Betrachtungen hier keiner Wiederholung bedarf. Bedeutsam ist jedoch die Richtung der Falten, von denen die Orificiumfalte (I) kranialwärts gegen das Korpuslumen gerichtet steht, während die übrigen drei kaudalen Falten (II—IV) schräg vaginawärts ins Cervix- bzw. Vaginalumen ragen, wobei die kaudalste als Portiofalte entsprechend ihrer Benennung die Portio vaginalis uteri bildet.

II. Die Ringsmuskulatur und ihr funktionelles Verhalten

A. Die Ringsmuskulatur der Gebärmutterhörner

1. Die Verhältnisse beim Kalbe

Es ist noch nicht versucht worden, die Uterusschleimhaut von der Schleimhaut des Eileiters herzuleiten. Wohl aber hat man versucht, die Muskelwand des Uterus auf die Eileitermuskulatur zurückzuführen, bis schließlich eingesehen wurde, daß die Muskulatur beider Organe vom Müllerschen Gang abstammt, aber alles übrige Gemeinsame keine Erklärungen füreinander zuläßt. Auch ich halte dafür, daß die Leistungsabschnitte, in die die Müllerschen Gänge differenziert sind, aus ihren verschiedenen Leistungen heraus ein verschiedenes Gepräge erhalten, so daß vom funktionell-anatomischen Standpunkt aus, der den vergleichenden ablöste, das Unterscheidende mit viel Recht ein Übergewicht erlangt hat, das streng auf Begrenzung achtet. Für die Übergänge von Leistungsabschnitten heißt das, daß ihr funktionelles Verständnis erst restlos möglich ist, nachdem der funktionelle Bau der angrenzenden Abschnitte bekannt ist. So interessant diese Verhältnisse sich auch gestalten mögen, sollen daher hier die Uterus-Eileiter-Grenze und der funktionell noch unerforschte Eileiter selbst unberücksichtigt bleiben. Das gleiche gilt für die Cervix-Vagina-Grenze.

Die Ringsmuskulatur des Uterushornes stellt auf jedem Querschnitt eines nichtgraviden Organes einen makroskopisch sichtbaren hellgrauen Ring dar. Ihre Architektur begann ich nach einigen Versuchen an verschiedenen alten Organen an Uteri von Föten und Kälbern zu untersuchen, weil hier Verlaufsrichtungsabweichungen der Muskelfasern durch die noch kleinen Gefäße kaum auftreten. Ich war von vornherein bemüht, möglichst alle

Aussagen präparatorisch zu gewinnen oder doch zu untermauern. Mit den bekannten Präpariermethoden wie auch mit optischen Hilfsmitteln kam ich aber zu keinem zufriedenstellenden Ergebnis. Das gilt für Mikroschnitte aller Schnittrichtungen, für die Spalt- und Sempermethode, für Goerttlers Spiegelmethode und für die Auffaserungsmethode samt ihren Hilfsmethoden wie Amazeration, Bindegewebsquellung in Kalilauge, Essigsäure, Nitroxylol und Makrodifferentialfärbung mit Thiazinrot-Pikrinsäure. Der Grund hierfür dürfte in der dichten Packung der Muskelfasern liegen, die noch völlig ungebündelt, und das heißt ohne wegweisendes Bindegewebe zwischen sich, angeordnet sind. Dadurch scheitern alle künstlichen Dehnungsversuche z. B. nach Semperung, um irgendwelche speziellen Hauptverlaufsrichtungen wahrzunehmen. Denn ihr allgemeiner Ringsverlauf ist bekannt und unschwer festzustellen. Die Frage ist nur, welcher Art er ist.

Die Vorsilbe „rings“ besagt, daß die Muskelfasern um das Lumen herumlaufen. Das kann aber auf verschiedene Weise geschehen. Entweder liegen die Fasern in der Segmentalebene des Organes (quer zur Längsachse). Dann können sie konzentrisch (zirkulär, d. i. ring- oder kreisförmig) oder exzentrisch (spiralförmig) angeordnet sein. Oder sie liegen schräg zur Segmentalebene und verlaufen dann gewöhnlich in Schraubenlinien. Bei der schraubigen Anordnung ist zu achten: auf den Drehsinn (ob links- oder rechts- bzw. ob links- und rechtsdrehend), auf die Ganghöhe (flache oder steile Wickelung) und auf das Raumbild. Unter dem Raumbild einer Schraubenlinie verstehe ich die Angabe darüber, ob sie oberflächenparallel verläuft oder intramural von innen nach außen bzw. von außen nach innen zieht. Da bei oberflächenparallelem Verlauf jede Segmentalebene eines gefüllten weichwandigen Hohlorganes als Teil eines Zylinders mit gleichbleibendem Radius anzusprechen ist, nenne ich das Raumbild der oberflächenparallelen schraubigen Anordnung Zylinder-Schraubenlinie. Bei einer schraubigen Anordnung, bei der die Fasern gleichzeitig innerhalb der Wand eines solchen Hohlorganes von innen nach außen wechseln, ändert sich dagegen der Radius ständig. Die Fasern scheinen auf einen Kegelstumpf aufgewickelt zu sein, weshalb ich ihr Raumbild Kegelstumpf-Schraubenlinie oder kurz Kegel-Schraubenlinie nenne.

Alle diese Daten sind von Bedeutung. Bei jeder Wandverdünnung und -verdickung wechseln bei zutreffender Anordnung diese beiden Raumbilder ineinander über. Für Muskelfasern, die als Verkürzungselemente den Bindegewebsfasern als Spannelementen gegenüberstehen, gilt dazu, daß ihre Verlaufsrichtung das funktionelle Hauptkriterium für ihre Leistung nach erreichter Arbeitsstellung darstellt. Welche Punkte sie einander nähern und wie

sie das tun, ist der Kern jeder Aussage über ihre mechanische Wirkung.

Welche Anordnung ist nun hier zu erwarten? In der Wand eines Hohlorganes, zu dessen Funktion eine Verlängerung gehört und das nur eine Ringsmuskelschicht besitzt, können die Muskelfasern niemals rein zirkulär verlaufen, weil nach erfolgter Verlängerung keine kontraktile Komponente für die Verkürzung vorhanden wäre. Es muß dazu entweder ein Längsmuskelsystem vorhanden sein oder die Ringsfasern müssen schraubige Anordnung aufweisen. Beide Richtungsarten können auch ineinander übergehen. Nicht zuletzt wird die Art und Weise der Einwirkung auf den Inhalt, die von diesem wiederum abhängig ist, ihre Konstruktion beeinflussen.

Beim Uterushorn des Kalbes kann die Ringsmuskulatur sowohl kreisförmig angeordnet sein, da ein Längssystem vorhanden ist, als auch schraubigen Verlauf zeigen. Um hierüber Klarheit zu erlangen, legte ich die Ringsmuskulatur nach genannten vergeblichen Versuchen schließlich durch Abziehen der Serosa frei. Das gelang außer am korpusnahen Hornende verhältnismäßig leicht. Da sich die noch wenig entwickelte *Muscularis longitudinalis serosae* dabei gleich mit entfernte, ist zu schließen, daß ein Faser-austausch zwischen den Rings- und Längszügen hier kaum stattfindet. Die mikroskopischen Präparate lassen keine andere Deutung zu. Nach sorgfältiger Entfernung des Bindegewebes, das außen auf der Ringsmuskulatur noch haften geblieben war, zog ich dann mit einer spitzen, drehrunden Präpariernadel, die ich senkrecht zum Horn ansetzte, in Richtung des geringsten Widerstandes flache Kerben rund um das Horn. Das Ergebnis war überraschend; denn es zeigte sich, daß die Nadel nach einem Umlauf nie zum Ausgangspunkt zurückgelangte, also keine Kerbringe bildete, sondern stets kranial oder kaudal davon zu liegen kam und bei weiteren Umläufen die einmal eingeschlagene Abweichung beibehielt. Sie beschrieb also Schraubenlinien, und zwar ausnahmslos am rechten Horn rechts- und am linken Horn linksdrehende. Die Ganghöhe dieser Schraubenlinien war stets äußerst flach, so daß die Kerblinien im Aufblick senkrecht zur Hornlängsachse standen (Abb. 3 und 13).

Natürlich mußte dem sofort aufsteigenden Zweifel der Subjektivität und Zufälligkeit dieses Befundes begegnet werden. So versuchte ich z. B. am linken Horn eine rechtsdrehende Schraubenlinie zu erzwingen.

Das führte aber zu erheblichen Zerreißen und ergab den sonst nicht vorhandenen Eindruck eines gewaltsamen Vorgehens, das eben nicht gewillt war, dem sich der Nadelspitze anbietenden Verlauf zu folgen. Weiter kerbte ich rechte und linke Hörner je rechts- und linkshändig.

Das Ergebnis blieb dasselbe, auch wenn ich das Horn erst nachträglich als rechtes oder linkes bestimmte.

Eine weitere Abwandlung des Vorgehens bestand darin, daß ich ein frisches Horn umkrempelte, auf einen Stab gezogen fixierte und nach Entfernung der Schleimhaut die Innenfläche der Ringsmuskulatur kerbte. Ich war darauf gekommen, weil an Hörnern von Färsen und Kühen, an denen ich ebenfalls die Kerbung versuchte, nur die innere Oberfläche der Ringsmuskulatur bis auf die Stellen des Sitzes der Karunkeln im erforderlichen Maße freigelegt werden konnte. Die Ergebnisse bei diesen älteren Tieren waren weder bestätigend noch wider-



Abb. 3. Ringsmuskulatur des Kalbsuterus mit Kerblinien. Ventrale Ansicht

H, H' rechtes und linkes Horn; K Körper; C Cervix mit Rille (R) in Höhe der Basis der Portiofalte; G Delle, in welcher ein kugelförmiger Rest von etwa 1 mm Durchmesser eines Gartnerschen Ganges lag.

legend für die Befunde beim Kalbe und ich komme darauf noch zurück. Immerhin konnte es möglich sein, daß die innere Oberfläche der Ringsmuskulatur auch beim Kalbe andere Verhältnisse zeigte, und so nahm ich von den umgekrempelten Uterushörnern eines Kalbes jenes, dessen Kotyledonenanlagen im Gegensatz zum anderen Horn nicht in regelmäßiger Viererreihe standen. Dieses war meiner Erinnerung nach das linke Horn. Ich vergewisserte mich absichtlich zunächst nicht, ob diese Annahme der Tatsächlichkeit entsprach. Beim Kerben erhielt ich dann eine rechtsdrehende Schraubenlinie, womit die Regel durchbrochen zu sein schien, zumal der dann eingesehene Präparateschlüssel das Horn tatsächlich als linkes auswies.

Nun ist der Drehsinn einer Schraubenlinie zwar unabhängig vom Standort des Aufblickes, solange man sie von außen betrachtet. Bei einer rechten Schraubenlinie fliehen z. B. die jeweils sichtbaren (obenliegenden) Linienabschnitte von links unten vom Beobachter fort nach rechts oben, welches Ende man sich auch zukehren mag. Krempelt man sie jedoch um, dann kommt immer eine Schraubenlinie entgegengesetzten Drehsinnes zustande. Dieses an sich wohl selbstverständliche Verhalten des umgekehrten Drehsinnes einer umgekrempelten Raumspirale hatte ich jedoch nicht bedacht. Dadurch war ich von der Kenntnis dieser Tatsache im Augenblick des Kerbens „unbelastet“, so daß die Nadelführung bei diesem Vorgehen nur durch die Verhältnisse am Objekt bedingt sein konnte.

Schließlich habe ich Hörner mit freigelegter Ringsmuskulatur ohne weitere Angaben an Dritte mit der Bitte um Kerbung gegeben. Auch wurde die Nadel an einem Horn wiederholt angesetzt, um nicht im Fahrwasser der ersten Umläufe zu beharren. Die Ergebnisse blieben ausnahmslos dieselben: das rechte Horn wies rechts-, das linke linksdrehende schraubige Kerblinien auf. Berechtigen diese eindeutigen Befunde zu der Behauptung, daß die Ringsmuskulatur am Uterushorn des Kalbes schraubig angeordnet ist, und zwar rechtsdrehend am rechten und linksdrehend am linken Horn, zu welcher Annahme die Kerblinien geneigt machen?

Die Beantwortung dieser Frage hängt zunächst unmittelbar mit der Erklärung des Zustandekommens der Kerblinien zusammen, und diese Erklärung versuchte ich u. a. von Mikroschnitten (nunmehr nachträglich) zu erhalten. Dabei unterscheide ich die sonst synonym gebrauchten Tangential- und Flachschnitte dadurch voneinander, daß der Tangentialschnitt am rund belassenen Ringsmuskelrohr tangential-oberflächenparallel geführt wird, während der Flachschnitt von einem aufgeschnittenen und ausgebreiteten Rohrstück einen möglichst großen Teil des gesamten Rohrumfanges oberflächenparallel trifft. Beide Schnitte, die für die Bestätigung einer schraubigen Anordnung vornehmlich in Frage kommen, zeigen eine engste Packung der Muskelfasern und ihrer Zellkerne, deren Verlaufsrichtung fast ausschließlich quer zur Hornlängsachse und parallel zueinander ist. Die vereinzelt vorhandenen Abweichungen hiervon, die mit dieser Richtung äußerst spitze Winkel bilden, ändern daran nichts wesentliches. Eine derart geringe Ganghöhe, wie sie auf Grund des Kerblinienverlaufs angenommen werden muß, kann bei solch dichter Muskelfaserpackung und gleichmäßig querrer Verlaufsrichtung ungünstigstenfalls die Breite einer Muskelzelle betragen. Diese Anordnung ist nur theoretisch, nicht aber, wie hier, praktisch von einer kreisförmigen zu unterscheiden, womit die mikroskopisch feststellbare Verlaufsrichtung der Muskelfasern die Kerblinienrichtung weder bestätigen noch widerlegen kann. Andererseits stellt die Kerbung ein praktisches Ergebnis dar.

Über das Verhalten der Kerben im Tangentialschnitt soll erst im Anschluß an die Beschreibung des Längsschnittes gelegentlich ihrer Gegenüberstellung mit der Spaltmethode gesprochen werden.

Es ist bisher unerwähnt geblieben, daß der dichte Muskelfaserteppich von äußerst schlanken spindelförmigen Lücken (Abb. 4) durchbrochen wird, welche ebenfalls quer zur Längsachse angeordnet sind. In ihnen finden sich Querschnitte von beim Kalbe noch kleinen Gefäßen, die die Ringsmuskulatur radiär durchsetzen. Diese Lücken drängen die sie säumenden Muskelfasern so wenig auseinander und sie selbst liegen so weitgehend parallel zueinander, daß auch daraus keine Erklärung für eine einsinnige Kerbrichtung möglich ist. Versuche, durch die Anordnung der Gefäße, die durch diese Lücken ziehen, einen Aufschluß zu erhalten, waren ebenfalls ergebnislos. Es wurden hierzu Gefäßinjektionen mit dem Schummerschen Plastoid angefertigt, um am Korrosionspräparat die Anordnung jener Gefäße zu untersuchen. Da



Abb. 4. Wandstück der lateralen Wand eines Färsenuterus nahe dem Uteruskörper. Innenansicht auf die Ringmuskulatur nach Entfernung der Schleimhaut. Plastoid-Injektionspräparat. $3\times$
In den kurzen und langen spindelförmigen Lücken stecken z.T. noch Gefäße

die größeren präkapillaren Kaliber die Ringmuskelschicht nicht so dicht durchbohren, war eventuell zu erwarten, daß sie die Richtung einer Schraubenlinie andeuten. Aber auch das war nicht auszumachen.

Im Querschnitt sieht man ebenfalls dichtgepackte Muskelzellen, die zum größten Teil konzentrisch um das Lumen herumlaufen. Es ziehen aber auch Fasern von innen nach außen und umgekehrt. Diese sind als schräge, gebogene „Radial“züge oder Spiralteile aufzufassen, die ähnlich den Fahrradspeichen keine kürzeste axial-periphere Verbindung darstellen. Gleich den Fahrradspeichen ziehen sie auch in beiden Hörnern nach links und rechts, nur bleiben sie entgegen jenen in der gleichen Ebene bzw. ist ihre Abweichung aus der Ebene nicht bestimmbar. Die in gleicher Ebene verbleibenden erreichen entweder die äußere Oberfläche nach $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ Umlauf, oder sie strahlen in die zirkulären Fasern ein. Ob man überhaupt von Fasern sprechen kann, die die Ebene verlassen und damit zu Raumspiralen werden, ist unsicher. Wenn ich es tat, dann meinte ich diejenigen, deren Übergang in Kreisfasern ich nicht sicher behaupten kann. Wie wichtig aber hier konkrete Angaben sind, beweist die Möglichkeit, daß zwei verschieden drehende Spiralen bei Verlassen ihrer Ebene durchaus zu Kegelstumpf-Raumspiralen werden können, die *beide den gleichen* Drehsinn haben. Fixiere ich die Zentralwindung einer rechtsdrehenden Uhrfederspirale und hebe das periphere Ende an, dann erhalte ich eine linksdrehende Kegel-Raumspirale oder Kegel-Schraubenwindung. Senke ich das periphere Ende, gibt es eine rechte Kegelschraube. Fixiere ich umgekehrt das periphere Ende und hebe das Zentrum, dann erhalte ich eine rechte Kegelschraube, die zur linken wird, wenn ich das Zentrum senke. Bei

einer Linksspirale kehren sich diese Verhältnisse genau um. Der fixe Punkt und die Richtung, in welcher eine Kegelschraubenlinie sich von diesem entfernt, ist demnach ausschlaggebend für ihren Drehsinn. Das mögen physikalische Selbstverständlichkeiten sein, biologisch ist für jeden einzelnen Fall der Beweis erst zu erbringen, wo der fixe Punkt und welches die Entfernungsrichtung von ihm ist. Und das erscheint mir in diesem Stadium der Entwicklung der Ringsmuskulatur des Rinderuterushornes nicht eindeutig möglich. Am Querschnitt durch ein fötales Horn (6.—9. Monat) konnte ich, wohl mangels genügend jungen Materials, auch nicht jene radial-arkadenförmige Anordnung des *Propria mucosae*-Gewebes feststellen, die Goerttler beim menschlichen Uterus nach eigenen Angaben als erster beobachtet hat und die dort eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung der außenwärts folgenden Muskulatur spielt, indem die abgebogenen peripheren Radienenden in die Spiralwindungen der *Muscularis* übergehen, für dieselbe gewissermaßen Leitstrukturen bildend. Allerdings ist das Horn eines *Uterus bicornis* mit keinem Teil des menschlichen Uterus überhaupt zu vergleichen, da dem Menschen ein auf den Eileiter folgender unverschmolzener Uterusabschnitt der Müllerschen Gänge völlig fehlt. Aus diesem Grunde kann auch Randolph nicht zugestimmt werden, der das tierische Horn dem menschlichen Corpus und das tierische Corpus dem menschlichen Isthmus gleichsetzt (s. auch S. 248 u. 293). Selbst in analogisch-funktioneller Hinsicht trifft dieser Vergleich nicht zu, wie später deutlich wird.

Der Längsschnitt durch das Ringsmuskelrohr trifft sämtliche Muskelfasern quer. Die inneren Konturen des Rohres bilden eine schwach gewellte Linie, die äußeren hingegen sind arkadenförmig gebuchtet. Dadurch, daß innen die Wellenberge und -täler einander unregelmäßig gegenüberliegen, ergibt sich für das Lumen ein Wechsel von leicht ampullenartigen Ausbuchtungen, taillenartige Einschnürungen und geschlängelter Verlauf. Außen erhält das Horn durch die stärkere Ausprägung der Bögen und Einziehungen ein knotiges Aussehen, das bei den meisten Kälberuteri (Abb. 1) und auch bei zahlreichen Färsenuteri schon beim intakten Horn wahrgenommen werden kann. Die Längsmuskulatur ist hier noch schwach entwickelt und umschließt mitsamt der Serosa diese knotige Oberfläche der Ringsmuskulatur wie ein engansitzendes Bekleidungsstück. Nur den Einziehungen folgen sie nicht restlos, sondern lassen hier einen Raum frei (in Abb. 2; G an der Cervix sichtbar), in dem alleine deutlich das *Str. vasculosum* in Erscheinung tritt. Dieser Raum stellt körperlich einen dreikantigen Ring dar, in den die Rings- oder Verteilergefäße eingebettet sind. Im Hornlängsschnitt wird er quergetroffen und imponiert mit den darinliegenden Gefäßquerschnitten als dreieckiges Gefäßnest (Gefäßinseln nach Hagmann und Hilty).

Bei stärkerer Vergrößerung gleichen die inneren und äußeren Konturen dieses Längsschnittes einer gezähnten Linie. Die Zähnelung entsteht dadurch, daß lockeres Bindegewebe der *Propria mucosae* von innen und ebensolches des *Str. vasculosum* von außen zwischen die

Ringsmuskulatur tritt. Beide Bindegewebsanteile vereinigen sich über das intermuskuläre Bindegewebe miteinander und stellen so eine bindegewebige Einheit aller drei genannten Wandschichten her. Diese Vereinigung geschieht nur längs jenen Gefäßen, die die Ringsmuskulatur radiär durchbohren. Es stellt daher innerhalb der Ringsmuskulatur perivaskuläres lockeres Bindegewebe dar, das nur innen auch zum periglandulären werden kann, indem später von der Propria her auch Uterindrüsen zwischen die Ringsmuskulatur geführt werden. Diese radiären Gefäße mit ihren perivaskulären Bindegewebszügen trifft man in Hornlängs- und Hornquerschnitten öfter längsgetroffen an. Sie kanalisieren die Ringsmuskulatur als radiäre Zugstraßen und stellen Längsschnitte durch jene Räume dar, die im Flach- und Tangentialschnitt, quergetroffen, als spindelförmige Lücken erschienen und am ausgewachsenen Uterus als solche makroskopisch zu sehen sind. Während aber dort eine mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung der Spindelrücken festzustellen war, der man außer dieser Tatsache nichts entnehmen konnte, zeitigt hier dasselbe Gleichmaß eine Art natürlicher Einkerbung beider Oberflächen der Ringsmuskulatur. Diesen natürlichen Kerben könnte die kerbende Nadelspitze folgen, und die einhellige Richtung der Kerblinien käme dadurch zustande, daß die dem Drehsinn der Kerblinien des betreffenden Hornes entgegenstehenden Muskel- und Bindegewebszüge so schwach sind, daß die Nadel immer wieder die gleiche Richtung befolgt. Mikroschnitte von gekerbten Hornschnitten zeigen jedoch, daß die Kerben überwiegend durch die kompakte Muskulatur ziehen.

Vergleicht man die Kerbung mit der Spaltmethode, dann macht der verschiedene Zweck ihrer Anwendung den Unterschied bereits deutlich. Die Spaltmethode wird bekanntlich indirekt zur Erforschung von Faserverlaufsrichtungen angewandt. Ihre Aufgabe ist die Kenntlichmachung von Spannungsrichtungen, zu denen die dazugehörigen Fasern parallel verlaufen können oder aber durch Kreuzung Maschen bilden, deren lange Diagonalen dann die Zugrichtung anzeigen. Welche von beiden Faserverlaufsrichtungen — die parallele oder die gekreuzte — tatsächlich vorhanden ist, erweisen Mikroschnitte oder Häutchenpräparate bei Anwendung normalen und polarisierten Lichtes wie auch Aufaserungsmethoden. Diese Untersuchungen können am spaltlinienfreien wie am mit Spaltlinien versehenen Präparat vorgenommen werden. Bei einem muskulösen Organ entspricht die Kontraktionsrichtung der Muskelfasern der Spannungsrichtung zugfester Gewebe. Die Fixationskontraktion fixierter Uteri bewirkt hierbei dasselbe wie ihre mäßige Füllung z. B. mit Plastoid. An der freigelegten Ringsmuskulatur derartig behandelter Kalbsuterushörner wurde daher auch die Spaltmethode angewendet. Das Resultat ergab kurze Spaltlinien, von denen man entsprechend der nur als zirkulär anzusprechenden Verlaufsrichtung an Tangential- und Flachschnitten im wesentlichen zirkulären Spannungsrichtungsverlauf ablesen konnte. Abweichungen hiervon fielen nicht ins Gewicht und wurden daher statistisch nicht ausgewertet. Sie bedingen jedoch mit, daß die gedankliche wie praktische Verbindung der

Spaltlinien zu einer kontinuierlichen Linie keine den Kerblinien gleiche und gleichkonstante Verlaufsrichtung ergab.

Die Kerbung wurde versucht, um völlig unabhängig von einer Spannungsrichtung die Faserverlaufsrichtung zu erkunden. Damit stellt sie eine Abwandlung derjenigen Auffaserungsmethode dar, die aus der Reißrichtung des Materials dessen Verlaufsrichtung direkt erkennen läßt. Sie ist hinsichtlich der Spaltmethode bestenfalls mit jenem Fall ihrer Anwendung vergleichbar, in dem sich herausstellt bzw., wie hier, anzunehmen ist, daß Spannungsrichtung und Faserverlaufsrichtung zusammenfallen. Das ist nun aber scheinbar nicht der Fall bzw., da die Spannungsrichtung nicht zur Rede steht, erweckt das Nebeneinanderbetrachten von Kerblinien und Schnitt den Anschein zweier Faserverlaufsrichtungen. Obwohl beide sich kaum voneinander unterscheiden — die dem Schnitt entnommene muß als kreisförmige angesprochen werden, die andere weicht in ihrem sehr flachschaubigen Drehsinn von jener nur geringfügig ab — kann doch nur eine von beiden Richtungen vorhanden sein. Zugunsten der schraubigen Anordnung und damit der Kerbung sind nun folgende Argumente ins Feld zu führen: Wenn die Tatsache des Vorhandenseins der Kerblinien die Beschränktheit ihrer Aussage über die Muskelfaserverlaufsrichtung nicht schon aufhebt, steht die Gewebsbedingtheit ihres Zustandekommens doch außer Zweifel. Gegen die Horn-Körpergrenze zu ergeben sich nämlich, wie dort (S. 246) näher ausführt, das Bild einer gebogenen Zylinderschraube (Abb. 13). Entsprechend der kaudalen Konvergenz beider Hornrohre rücken die Linien an der medialen Hornwand näher zusammen, an der lateralen Wand hingegen weiter auseinander.

Mikroskopisch ergibt der Tangentialschnitt durch ein mit Kerblinien versehenes Hornstück Parallelität von Kerben und Muskelfaserverlaufsrichtung. Vorkommende Beschädigungen des glatten Randes der Kerben können allerdings genau so durch die Kerbung wie durch die Freilegung der Ringmuskulatur entstanden sein. Eine mathematisch-lineare Randbildung kann andererseits kaum erwartet werden. Die Parallelität aber läßt darauf schließen, daß die Ganghöhe der Kerblinienschraube auch den Muskelfasern zukommt, an denen die Ganghöhe sonst — z. B. mikroskopisch, wie soeben ausgeführt — nicht feststellbar ist.

Da an ausgewachsenen Hörnern andere Verhältnisse vorliegen, die auch eine Kerbung nicht gestatten, deuten demnach auf Grund des Bisherigen die Kerblinien am Uterushorn des Kalbes ein Entwicklungsstadium der Ringmuskulatur dieses Organes an. Diese drückt sich darin aus, daß die Ringmuskelfasern dem Prinzip einer einsinnig schraubigen Anordnung folgen, und mit dieser Einschränkung auf ein prinzipielles Verhalten innerhalb eines Entwicklungsstadiums besteht die Berechtigung zu dieser Aussage.

In Erweiterung der Kritik der Kerbung sei auf zwei bei Abschluß dieser Arbeit erschienene Veröffentlichungen eingegangen, worin Fischer und Eva Böckh auf die bekannten Befunde von Schultze Jena zur schraubenförmigen Struktur der Arterienmedia Bezug nehmen. Durch Längszug hatte Schultze Jena an adventitiabefreiten und auf einen

Stab gezogenen Arterien beobachtet, daß die Mediamuskulatur korkzieherartig in immer nur einem Drehsinn zerschleiß, und der Drehsinn hatte scheinbar Beziehungen zu derjenigen Körperseite, welcher das Gefäß entstammte. Er faßt dieses Verhalten als Beitrag zum Rechts-Links-Problem auf und schreibt: „Es ist absolut sicher, daß diese Muskelschraube der Media vorgebildet ist und kein präparatorisches Kunstprodukt darstellt.“ Fischer läßt hiervon nicht eben viel übrig. Nach ihm sind die Ergebnisse Zufall oder Willkür des Präparators.

Böckh legte mit einer Nadelbürste gewissermaßen Spaltlinienteppiche auf der Media an und kommt nach Auszählung der verschiedenen Richtungen zu Ergebnissen, die zu denen von Schultze Jena und Strong Beziehungen haben. Der Windungssinn der Mediamuskelfasern zeige „signifikante“ Unterschiede, indem linke Arterien mehr links- und rechte mehr rechtsdrehende Schraubenlinienanordnungen der Spaltlinien erkennen lassen. Was besagen diese Angaben für die Kerbung? Über die Spaltmethode und ihre Zugehörigkeit zu einer anderen methodischen Rubrik wurde bereits gesprochen, einschließlich der Möglichkeit, Spannungsrichtung und Faserverlaufsrichtung gleichzusetzen. Die Methode von Schultze Jena stellt eine von der Kerbung abweichende Variation der Auffaserungsmethode dar, bei welcher der Präparator quer zur bekannten Ringsanordnung der Mediamuskelfasern reißt. Die initiale Einrißstelle wird dann, wenn die Ringsanordnung eine flach- und doppelschraubige ist, im Sinne Fischers die Rißrichtung bestimmen. Die diesbezüglich anderen Verhältnisse bei der Kerbung und dem gekerbten Substrat liegen klar zutage, so daß ich meinen bisherigen Ausführungen hierüber an sich (siehe jedoch später) nichts mehr hinzuzufügen habe. Nachholen möchte ich aber, daß ich mit zunehmender Zahl der Kerbungen Regeldurchbrüche geradezu zu erhalten wünschte, was sicher verständlich ist angesichts der aufgezeigten Schwierigkeiten ihrer Erklärung. Im übrigen würde die Widerlegung der Kerb-ergebnisse sich auf den endgültigen Bau der Ringsmuskulatur nicht auswirken, da er bei älteren Tieren in eine andere Konstruktion übergeht, als deren Vor- oder Frühstruktur die Kerblinienbefunde nicht unmöglich sind. Außerdem darf nicht übersehen werden, daß neben der Verschiedenheit beider Organe (Arterien und Uterus) nicht nur ein methodischer Unterschied besteht, sondern auch eine Differenz im entwicklungs-mäßigen Zustand vorhanden ist.

Der theoretische Versuch, diese Anordnung „funktionieren“ zu lassen, lehrt allerdings anderes.

2. Beziehungen der Architektur der Ringsmuskulatur der Gebärmutterhörner des Kalbes zur späteren Funktion

Es erscheint angebracht, dieses Stadium der Entwicklung der Ringsmuskulatur auf seine funktionelle Möglichkeit der Schwangerschaft hin zu betrachten. Wenn dazu auch die bisher bekannten

Schwangerschaftsveränderungen vornehmlich des Bindegewebes anachronistisch einbezogen werden und die Längsmuskulatur z. T. unbeachtet bleibt, so bedingt dieses Vorgehen mögliche Ausblicke auf die Notwendigkeit eines späteren geringeren oder größeren Strukturwandels und soll vor allem vertraut machen mit den Anforderungen, denen zumindest Teile des Uterus gerecht werden müssen.

Die Ringmuskulatur des Uterushornes des Kalbes soll also so behandelt werden, als ob sie jene bekannten Leistungen der Brutraumvergrößerung und -verkleinerung zu vollbringen vermöchte. Für die Brutraumvergrößerung übernehme ich dabei nicht den von Sellheim geprägten Ausdruck „Weiterstellung“, weil unter ihm alle der Brutraumvergrößerung dienlichen Veränderungen wie Wachstum, Neubildung und Umlagerung verstanden werden und er sich darüber hinaus auch auf die Veränderungen der Milchdrüse, der Bauchdecken usw. bezieht. Vielmehr unterscheide ich bei der Brutraumvergrößerung eine radiäre (zirkuläre) Erweiterung und eine axiale (longitudinale) Verlängerung und bei der Brutraumverkleinerung eine radiäre (zirkuläre) Verengung und eine axiale (longitudinale) Verkürzung. Allen diesen vier Vorgängen liegen Muskelzellvergrößerung und Bindegewebsvermehrung zugrunde, denen eine Umlagerung als weiterer Vorgang aufgepfropft ist, wie er durch das Einhergehen einer Wandverdünnung mit der Brutraumverkleinerung zu fordern ist (s. S. 199). Dehnungsvorgänge können angesichts des Substrates Muskulatur und der Tatsache, daß die schwangere Gebärmutter eine ständig entspannte Wand besitzt, außer Betracht bleiben. Ob und wann die immer noch problematische Muskelneubildung sub graviditatem zu fordern ist, wird sich in den folgenden Ausführungen ergeben.

a) *Die radiäre Erweiterung* kann bis zum notwendigen Ausmaß, und das ist die Arbeitsstellung für die spätere radiäre Verengung, von Kreismuskelnzügen neben Tonusverminderung zunächst nur durch Längenwachstum vorgenommen werden. Reicht das hypertrophisch bedingte Längenwachstum nicht aus — sein Betrag kann nach Lange um das 8fache angenommen werden — dann ist eine hyperplastische Neubildung erforderlich.

Für spiralgig und schraubig angeordnete Muskelfasern gilt dasselbe, wenn das Lumen sich nicht axial verkürzt und die beiden Enden der Muskelschrauben fixiert sind, was natürlich der Fall sein muß und künftig vorausgesetzt wird. Goerttlers Ab-

wicklungstheorie spiraliger Umläufe und Wolfs Meinung, daß Muskelfasern in die Uteruswand hinein- und aus ihr heraus- „schlüpfen“ können, muß hier schon widersprochen werden.

b) *Die radiäre Verengerung* erfolgt bei allen Ringsanordnungen durch Tonusanstieg bzw. durch Kontraktion.

c) *Die axiale Verlängerung* verlangt eine Entfernung kranio-kaudal nebeneinanderliegender Muskelfaserzüge voneinander, was in geringem Maße durch Dickenwachstum der Muskelzellen und in größerem Umfang nur durch Vermehrung des zwischenmuskelfaserigen Bindegewebes möglich ist.

Für alle Kreismuskelzüge bedeutet das eine Vereinzelung der kreisförmig angeordneten Muskelfasern oder Muskelbündel.

Alle Spiralmuskelzüge wechseln zur schraubigen Anordnung über, sofern die Spiralebene nicht erhalten werden kann. Beides ist denkbar, braucht aber wegen der beschriebenen Unsicherheit des Vorkommens rein spiraliger Anordnungen nicht näher diskutiert zu werden.

Bei schraubig angeordneten Muskelzügen vergrößert sich die Ganghöhe. Gleichzeitig resultiert aber bei gleichbleibender Länge dieser Züge eine Lumenverengerung, die nur durch Längenwachstum ausgeglichen werden kann.

d) *Die axiale Verkürzung* kann von Kreismuskelzügen und von in der Ausgangsebene verbliebenen Spiralmuskelzügen nicht selbständig vorgenommen werden. Sie bedürfen der Raffung seitens einer Längsmuskelkomponente.

Schraubig angeordnete Muskelzüge hingegen verkürzen bei ihrer Kontraktion das Lumen, allerdings nur, wenn eine abschließend zu besprechende Voraussetzung erfüllt wird.

ac) Da je zwei dieser Vorgänge gleichzeitig ablaufen, fordert die Kombination von *radiärer Erweiterung und axialer Verlängerung* von der *Kreismuskulatur* Gleichzeitigkeit von Tonusverminderung, Längenwachstum, Dickenwachstum, Vermehrung des intermuskulären Bindegewebes und kraniokaudaler Entfernung der Muskelringe.

Für schraubige Muskelzüge ist das Längenwachstum ausschlaggebend. Dabei drückt sich die kraniokaudale Entfernung ihrer Enden voneinander in einer Vergrößerung ihrer Ganghöhe aus. Je flacher die schraubige Wicklung dabei bleiben kann, um so geringer braucht das Längenwachstum zu sein.

bd) Die gleichzeitige *radiäre Verengerung und axiale Verkürzung* bedingt für alle Anordnungen eine Kontraktion, die sich aber nur bei Schraubenzügen lumenverkürzend auswirkt.

e) Diese Vorgänge sind nun wiederum mit der Forderung nach einer Wandverdünnung bzw. Wandverdickung in Beziehung zu setzen und zu kombinieren.

Es scheint hierbei zunächst um die Auflösung eines Widerspruchs zu gehen, wenn man die Verhältnisse so darstellt, als ob es im Verlaufe der Schwangerschaft trotz Zunahme der Muskelmasse zu einer Uteruswandverdünnung kommt. Dieser Widerspruch wächst noch, wenn als weiteres Kriterium die Zunahme des Bindegewebes angezogen wird. In Wirklichkeit ist aber die Oberflächenvergrößerung die vornehmlichste Veränderung am schwangeren Uterus, und die Frage lautet, ob ein Widerspruch auch dann besteht, wenn man die Oberflächenvergrößerung einerseits mit der Gewebszunahme und Wandverdünnung andererseits miteinander vergleicht. Stellt sich hierbei heraus, daß Verlängerung und Verschiebung der vorhandenen und hypertrophischen Muskelfasern zur beobachteten Verteilung auf die größere Oberfläche nicht ausreichen, dann ist eine Vermehrung der Fasern zu fordern. Die Wandverdünnung durch Umlagerung ist danach ein Weg zur Erklärung der größeren Oberfläche, zu dem der andere der Neubildung hinzukommt. Die Wandoberfläche des Uterus steht also im Mittelpunkt dieser Betrachtungen, deren Vergrößerung niemals trotz Zunahme der Muskulatur und Abnahme der Wanddicke, wohl aber durch diese beiden Vorgänge möglich sein kann. Eine weitere Handhabe würde der gewichtsmäßige Vergleich bieten können, wenn er durchführbar wäre. Aber auch bei möglicher Ablösung der Schleimhaut besteht die Schwierigkeit, die Gefäß- und Bindegewebszunahme auszuschließen, so daß Angaben hierüber nur als Näherungswerte mit recht unsicherer Fehlerberechnung zu betrachten sind. Nebenbei erwähnt sei die u. a. von Munk vertretene Ansicht, daß die Wand während der Trächtigkeit dicker wird.

Abschließend soll jene Überlegung zur Kontraktion von schraubigen Muskelzügen Platz finden, die unter d) angedeutet wurde. Die Betrachtung der Funktion der Ringsmuskulatur im Hinblick auf die Schwangerschaft schon beim Kalbe sollte ja vor allem erweisen, ob ihre Architektur bereits allen Anforderungen genügen kann. Das aber ist offenbar nicht der Fall, denn die in ihrer Architektur begründete Frage, ob die Kontraktion einer einsinnig schraubig angeordneten Muskulatur bei Fixation ihrer Enden eine funktionsgerechte, sinnvolle Verkürzung des Hornes überhaupt bewirken kann, ist zu verneinen. Wenn eine Muskelraumspirale eines Drehsinnes ihre Topographie innerhalb der Wand nicht verändern kann, muß sie bei ihrer Kontraktion das ganze

Horn torquieren und dadurch eine Änderung der gesamten Topographie erzwingen. Die dabei zustandekommende axial-rotierende Verkürzung ist im Hinblick auf den praktischen, tatsächlichen Vorgang nicht diskutierbar. Eine sinnvolle axiale Verkürzung einer einsinnig drehenden Schraubenlinie mit fixierter Lage ihrer Enden, die sich also nur longitudinal-parallel zur Achse bewegen dürften, ist nur möglich, wenn eine Kraft vorhanden ist, die die Enden zwingt, sich auf jener Achsenparallelen zu bewegen. Bei einer Drahraumspirale ist das passiv leicht möglich, bei einer sich aktiv verkürzenden Muskelraumspirale eines Drehsinnes in der Wand eines frei hängenden Hohl Muskels aber nur, wenn eine zweite gegensinnig drehende hinzukommt. Nur dann ist jeder Punkt der Hornwand im antitorquierenden Sinne fixiert.

Nun waren alle diese Überlegungen von der Forderung nach einer Verkürzung des Hornes durch die Ringmuskulatur ausgegangen. Das ist aber offenbar gar nicht so notwendig; denn es ist eine Längsfaserkomponente gegeben, wie wir sie als subseröse Längsmuskulatur kennen. Trotzdem ist bei jedem freihängenden Hohlorgan mit schraubig angeordneter Wandmuskulatur, die sich radiär verengern können soll, beiderlei Drehsinn zu fordern, wenn jener Torsionseffekt die Funktion nicht in Frage stellen soll. Unfixierte Enden, die zulassen, daß die kontraktile Fasern innerhalb der Wand „schlüpfen“, würden darüber hinaus auch dem Sphinktercharakter und damit jeder radiären Verengung nicht gerecht werden. Das ist auch dann der Fall, wenn die äußeren Enden der Raumspiralen sich z. B. in die Richtung einer Längsfaserlage als „Außenschenkel“ verlängern oder Ansatz am Skelett gewinnen. Funktionell ist dann streng zu unterscheiden zwischen dem konzentrischen „Innenschenkel“ und dem unter irgendeinem Winkel an diesen herantretenden und in ihn übergehenden Außenschenkel. Darüber aber erst später.

Die funktionelle Betrachtung der Ringmuskulatur des Kalbshornes zeigt somit, daß sie mit denjenigen Daten, die über sie mit den verschiedenen Untersuchungsmethoden zu gewinnen waren, ihre Funktion — wenn sie so erhalten bliebe — nicht erfüllen kann. Weiter zeigt sie aber auch, welcher geringen Vervollkommnung sie noch bedarf und in welcher Richtung diese liegt. Obwohl es nicht unbedingt so sein müßte, bietet sich die Deutung der Faserverlaufsrichtung der Ringmuskulatur älterer Stadien in diesem Sinne an.

Befremdlich, weil unwahrscheinlich, ist in jedem Falle, daß die Muskulatur eines Organes, das gegebenenfalls in einem halben Jahr seine Höchstfunktion wenn auch nicht immer gefahrlos ausüben kann, eine nicht zweckentsprechende Konstruktion aufweisen soll. Dieser schwerwiegendste Einwand gegen die Kerblinien ist nicht zu entkräften, so daß die beschriebenen Gewebeerreißungen an den Kerbrändern, die am mit Kerblinien versehenen Tangentialschnitt zu beobachten sind, als Kunstprodukte anzusprechen sind, die die Kerbrichtung entgegen allen objektiven Bemühungen und Kontrollen bestimmen. Aus zwei Gründen wurde die Kerbung dennoch beschrieben: 1. gibt sie einen makroskopischen Überblick über den Hauptfaserverlauf in diesem Stadium und über die Konvergenz beider Ringsmuskelrohre an der Horn-Corpus-Grenze, wie sie dort noch beschrieben wird, und 2. ist nach Lessing „keine Mühe vergebens, die einem anderen Mühe ersparen kann“.

Demnach besitzt die Ringsmuskulatur des Uterushornes des Kalbes eine überwiegend kreisförmige Anordnung. Ein Übergang in die Anordnung des geschlechtsreifen Organes bleibt deshalb bestehen und zu erklären.

3. Die Ringsmuskulatur am nichtträchtigen Uterushorn des geschlechtsreifen Rindes

Die Ringsmuskulatur des Uterushornes erwachsener Tiere zeigt außerhalb der Trächtigkeit wenig Unterschiede im Hinblick darauf, ob der Uterus noch nie (Färse) trächtig war oder nicht mehr (Kuh) trächtig ist. Prinzipielle (konstruktionsmäßige) Abweichungen sind überhaupt nicht feststellbar. Die Verschiedenheiten betreffen vielmehr nur Größenmaße und Beziehungen zur Umgebung.

Makroskopisch zeigt die Ringsmuskulatur dieser Stadien mit den Verhältnissen beim Kalbe die größte Ähnlichkeit nach Entfernung der Schleimhaut beim Ausblick von innen (Abb. 4). Die Betrachtung kleinerer Flächen erweckt den Eindruck, als ob es sich im Vergleich mit den Verhältnissen beim Kalbe überhaupt nur um eine Vergrößerung des Innenreliefs handelte, bei der die Vergrößerung der spindelförmigen Lücken besonders auffällt. Insgesamt aber tritt gerade durch diese Vergrößerung der Spatia vasculosa das Unterscheidende zutage. Und nicht nur in den Lücken ist das lockere Bindegewebe vermehrt, wie der Mikroflachschnitt zeigt, sondern es tritt auch in der sie umgebenden Muskulatur

auf. Die Folge davon ist eine unregelmäßige Bündelung der Muskelfasern mit rundlich-polygonalem Querschnitt der Bündel. Das ist ein wesentlicher Unterschied gegenüber der kompakten Ringsmuskulatur beim Kalbe. Der zweite besteht darin, daß die Muskelfaserbündel verschiedene Richtungen erkennen lassen.

Die Hauptrichtungen der Muskelbündel kommen dadurch zustande, daß ein Teil von ihnen einander spitzwinklig durchkreuzt (Abb. 5; a und a') — wobei beide Faserzugrichtungen mit der Hornquerachse einen Winkel um 20° bilden —, während ein

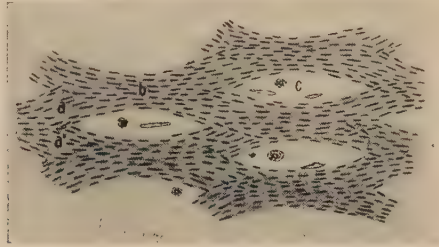


Abb. 5. Schema zur Darstellung der Ringsmuskulatur des Uterushornes

a, a' sich durchkreuzende Muskelfaserbündel; b parallelgefaserte Muskelfaserbündel; c spindelförmige Gefäßblücken

anderer Teil (b) parallel zueinander und senkrecht zur Hornlängsachse gerichtet ist. Ein dritter Teil, der bei der Färse geringfügig ist und auch bei der Kuh den anderen Teilen gegenüber zurücktritt, bildet mit der Hornquerachse einen größeren Winkel, der bis 40° erreichen kann. Die zueinander parallelen Bündel überwiegen an der inneren Oberfläche. Nach außen zu beherrschen dann die gekreuzten Bündel das Gesichtsfeld, und nahe der Gefäßschicht ist eine Aussage über Hauptrichtungen nicht möglich, es sei denn, daß keine rein radiären, keine rein longitudinalen und keine rein zirkulären Anteile feststellbar sind. Alle anderen Richtungen sind vertreten, doch, wie gesagt, es überwiegt keine. Diese scheinbare Wirrnis wird durch zwei weitere Momente erhöht, deren eines im Parallelabschnitt und deren anderes in allen Abschnitten neu hinzukommt. Im Parallelabschnitt befindet sich die Vasculosa besonders bei der Kuh etwa mitten in der Ringsmuskulatur als eine dichte, nesterweise Anhäufung von Gefäßen, die zwischen sich nur vereinzelter Muskelnzüge Platz lassen. Diese intervaskulären Muskelbündel krümmen sich wortwörtlich zwischen den Gefäßnestern hindurch, haben aber gemeinsam, daß

sie überwiegend die Verbindung zwischen dem extra- und intra-vaskulären Teil der Ringsmuskulatur herstellen. In allen Hornabschnitten ist es weiterhin zum deutlich sichtbaren Übergang von Ringsmuskelfasern in solche der subserösen Längsmuskulatur gekommen, und zwar im Parallelabschnitt in stärkerem Maße als kranial, und auch innerhalb dieses Abschnittes wieder korpuswärts und dorsal am ausgeprägtesten.

Diese Feststellungen wurden vornehmlich präparatorisch gewonnen. Frische wie auch formalingehärtete und gewässerte Hornstücke wurden mit Splitterpinzette und Präpariernadel zerzupft und aufgefasert. Durch Einblicke in Risse wurden einzelne Bündel verfolgt, wobei das Auseinanderziehen eines Hornwandstückes von innen, außen und von der hohen Kante geschah. Ein regelmäßiges Bild ergab, wie erwähnt, nur der Aufblick von innen (Abb. 4), der nach Aufschneiden des Hornes oder nach seiner Umkrempelung möglich ist, wenn die Schleimhaut entfernt wird. Das gelingt verhältnismäßig leicht. Erfolglos blieb aber, wie früher bereits angeführt, die Kerbung. Um histologische Flachschnitte in größerer Ausdehnung oberflächenparallel führen zu können, wurden die Hörner oder Hornstücke bilateral, dorsoventral und in anderen Richtungen komprimiert fixiert, ähnlich wie es Stieve beschreibt.

Zusammengefaßt ergibt sich danach an der Ringsmuskulatur des ausgewachsenen Uterushornes von innen nach außen eine Anordnungsfolge, die innen vorwiegend zirkulär und flachsraubig verlaufende Bündel beiderlei Drehsinnes zeigt und außen einen recht regellosen Eindruck macht besonders im Parallelabschnitt, in welchem die Gefäßschicht intramuskulär zu liegen kommt.

Innen ist somit eingetreten, was beim Uterushorn des Kalbes sowohl im Falle der Auffassung seiner Ringsmuskulatur als einseitig drehende schraubige als auch kreisförmige Anordnung nicht ausgemacht werden konnte: es ist eine doppelschraubige Anordnung der Ringsmuskulatur zu konstatieren. Als Erklärung für das Zustandekommen dieser doppelschraubigen Anordnung ist nur denkbar, daß diese Architektur auch beim Kalbe vorhanden ist, bei ihm jedoch noch nicht deutlich wird. Die Verdeutlichung besteht darin, daß einmal die Gefäße und damit ihre bindegewebigen Zugstraßen sich vergrößern und vermehren, so daß die Muskelfasern gezwungen sind, breitere spindelförmige Lücken zu umlaufen, zum anderen dadurch, daß jene vereinzelter Muskelfasern, die beim Kalbe geringfügig vom Querverlauf abwichen, verstärkt werden und auch ihre Richtungsabweichung vergrößern.

Das Ganze ergibt eine Anordnung nach dem Prinzip eines Maschendrahtgitters jener Art, bei dem die Maschen flache Sechsecke bzw. Spindeln bilden. Diese Art Maschendraht ist bekanntlich wesentlich auf Zug in nur einer Richtung beanspruchbar, wobei die Zugrichtung in der Spindelachse (bzw. in der längsten der drei Diagonalen bei Auffassung der Maschen als flache Sechsecke) liegt. Biegt man ein Stück solchen Drahtes zu einer Zylinderwand zusammen, dann liegen die Spindelachsen (Abb. 5 c) und die sie fortsetzenden verstärkten Zwischenspindelstücke (b) zirkulär um das Lumen herum, während die schwächeren schrägen Spindelschenkel (a, a') Teile von Raumspiralen beiderlei Drehsinnes bilden.

Einem formalen Vergleich mit Maschen eines derartigen Maschendrahtes halten die unter der Schleimhaut liegenden Muskelbündel der Ringsmuskulatur des Hornes stand. Was jedoch die Zugbeanspruchung betrifft, sei nochmals klargestellt, daß eine solche etwa durch Binnenquerdruck hervorgerufene Beanspruchung im Uterus keine Rolle spielt. Er weist während der Fruchtentwicklung, in welcher Zeit er ein reiner Tragsack ist, keine allseitige Wandspannung auf. Muskulatur ist ja allgemein nicht auf Auseinanderzug und Auffangen von in Zugspannung umgewandeltem Druck, sondern auf Zusammenzug (Kontraktion) gebaut. Was bei Draht und fibrösen Organen und Geweben durch die Zugrichtung angegeben wird, stellt bei ähnlicher Anordnung muskulöser Fasern in der Wand eines Hohlorganes ihre Wegrichtung in die Arbeitsstellung, jener Ausgangsstellung zur Kontraktion, dar. Ist diese jedoch erreicht, dann ist die funktionelle Bedeutung einer solchen Anordnung klar. Die rein zirkulären Anteile bewirken zirkuläre Lumenverengerung, die schraubigen Anteile aber eine Lumenverkürzung und zirkuläre Lumenverengerung. Die radiäre Verengerung überwiegt demnach bei weitem. Ich bezeichne daher einen solchen Muskelfaserverlauf am Hohlorgan als schraubig modifizierte zirkuläre Anordnung. Sie kann auch maschengitterartig mit bevorzugter Kontraktionsrichtung in der langen Maschendiagonalen genannt werden.

Nach außen, auf die oberflächlichen Teile der Ringsmuskulatur, kann diese Anordnung nicht ohne weiteres übertragen werden. Ohne Bevorzugung einer der dargestellten verschiedenen Richtungen beherrscht dort der Eindruck eines gefäßdurchsetzten

Raumgitters das Bild vornehmlich im Parallelabschnitt und am trächtig gewesenen Uterushorn. Aus diesem Grund wurde ja auch versucht, einen Aufschluß über die Anordnung durch die Kerbung des Kalbshornes zu erhalten. Dennoch erweist sich auch diese Außenschicht der Ringsmuskulatur als schraubig modifizierte Circularis, und zwar am trächtigen Horn. In dieser Funktionsphase des Uterus befindet die Muskulatur sich in oder nahe ihrer Kontraktionsausgangstellung. Von dieser Stellung allein ist überhaupt erst die mögliche und tatsächliche Wirkungsrichtung abzulesen, was vermehrt dann der Fall ist, wenn nach vollendeter Kontraktion Anordnungen zustandekommen und erhalten werden, die kein verkleinertes, gerafftes Bild der Ausgangsstellung ergeben können, weil plötzlich auch andere inzwischen vermehrte Gewebe Platz beanspruchen. Bei der Färse, deren Muskulatur noch unerprobt ist, kommt es, wenn auch in vermindertem Maße, zu einer ähnlichen scheinbaren Unordnung durch das prospektive Wachstum der Gefäße.

Die zirkulären Gefäße sind ganz sicher durch die von ihnen abgehenden Radiargefäße fixiert. Ein vorsorgliches Längenwachstum der Zirkulargefäße kann daher nur so vonstatten gehen, daß sie sich entweder korkzieherartig aufwinden oder schlängeln, indem sie sich abwechselnd nach kranial und kaudal ausbuchten. Beim Rinderuterus kommt es zur Schlängelung (Ellenbogen), und die neugebildeten Gefäßbogen müssen besonders dort, wo sie innerhalb der Ringsmuskulatur liegen oder wo Rings- und Längsmuskelzüge über sie hinweg und zwischen ihnen hindurch sich miteinander verbunden haben, das vorhandene räumliche Muskelmaschensystem verzerren. Beim menschlichen Uterus, der kein für die Gefäße reserviertes eigentliches Str. vasculosum besitzt und dessen Gefäße offenbar auch keine engen Beziehungen zur „Systemachse“ (Goerttler) haben, sind sie korkzieherartig gewunden (v. Massenbach, Hyrtl). Es wäre denkbar, daß diese rein räumlichen Gegebenheiten zu dieser Art der Reservewicklung der Gefäße Beziehungen haben. Das soll aber speziellen Gefäßuntersuchungen vorbehalten bleiben.

Für die Ringsmuskulatur erwachsener, nichtträchtiger Hörner ist abschließend folgende Anordnung festzustellen: Sie bildet ein räumliches Maschengitter, das innen deutlich, außen aber unzureichend zu typisieren ist. Nach Berücksichtigung der vorweggenommenen Verhältnisse am trächtigen Horn ist aber eine einheitliche Konstruktion feststellbar. Diese wird gekennzeichnet durch zirkuläre Anteile (Abb. 5b) von Muskelfaserbündeln, die sich an beiden Enden spitzwinklig aufteilen. Die Teilungsschenkel divergieren wenig, konvergieren alsbald und fließen wieder zu

einer zirkulären Teilstrecke zusammen. Die di- und konvergierenden Schenkel umranden so langgestreckte Maschen und fungieren mit ihrem mittleren Abschnitt außerdem als zirkuläre Teilstrecke der Nachbarmasche. Das geschieht nicht nur in der oberflächenparallelen Ebene, sondern auch außen bzw. innen. Verfolgt man demnach alle vier Schenkel einer Masche unter Außerachtlassung der bedeutsamen zirkulären Teilstrecken, die direkt in der Querebene liegen, und läßt sie sich in die entsprechenden Schenkel der Nachbarmaschen fortsetzen, dann erhält man in jenen verschiedenen Ebenen zwei flachgewickelte, ineinander übergehende Schraubensysteme beiderlei Drehsinnes. Das eine, oberflächenparallele wird durch Zylinder-Raumspiralen, das andere, von innen nach außen und umgekehrt ziehende durch Kegel-Raumspiralen dargestellt. Mit anderen Worten entspringen einmal Bündel innen, um nach m. o. w. langem Verlauf unter Wahrung eines gleichbleibenden Abstandes zur Hornlängsachse kranial oder kaudal vom Ursprung auch innen zu enden. Oder aber es entspringen zum andern Bündel innen, umlaufen das Lumen unter Vergrößerung des Abstandes zur Hornlängsachse und enden kranial oder kaudal vom Ursprung außen und umgekehrt. Da beide Systeme ineinander übergehen und praktisch nicht voneinander zu trennen sind, kann man natürlich auch Zylinder-Schraubenschenkel mit Kegel-Schraubenschenkeln kombinieren. Bezieht man dazu wieder die überwiegenden zirkulären Teilstrecken ein, die auch als in der Querebene linear ausgezogene Kreuzungs-„punkte“ betrachtet werden können, dann resultiert eine zirkuläre Anordnung, die schraubig, und zwar flachschraubig, modifiziert ist. Der funktionelle Effekt dieser Anordnung ist der einer reinen Kreismuskulatur mit zahllosen fixen Punkten — jenen Kreuzungsstellen —, denen die schrägen Maschenschenkel neben der radiären Verschiebung auch longitudinale und radiär-longitudinale Bewegungen erlauben.

4. Die Ringsmuskulatur des trächtigen Hornes

Am trächtigen Horn sind die wesentlichsten Merkmale der Ringsmuskulatur neben der lamellären Umgliederung eine wiedergewonnene Kompaktheit (s. S. 225) trotz Bindegewebsvermehrung. Beim Kalbe konnte von einem merklich vorhandenen lockeren Bindegewebe weder zwischen den einzelnen Muskelfasern noch zwischen Muskelfaserbündeln gesprochen werden. Eine Bündel-

lung war hier überhaupt noch nicht festzustellen. Mit Ausnahme des spärlichen perivaskulären Bindegewebes, das in den äußerst schmalen spindelförmigen Lücken um die Radiargefäße herum vorhanden war, wurde das Muskelrohr beim Kalbe durch dicht bei dicht gelagerte „nackte“ Muskelfasern gebildet. Bei der Färse und vermehrt beim trächtig gewesenen Rind war dann eine Zerteilung der einheitlichen Muskelmasse in Bündel erfolgt, die vornehmlich durch Vermehrung des perivaskulären Bindegewebes zustande kam. Nun, am trächtigen Horn, ist dazu eine Vereinzelung jeder Muskelfaser festzustellen. Im Querschnitt der Ringsmuskulatur sieht das so aus, daß jede Muskelfaser von einer kollagenen Scheide (Abb. 6) umgeben ist, die als vermehrtes Exoplasma im Sinne von Hägquist, Mc Gill, Stöhr u. a. aufzufassen ist. Diese exoplasmatischen kollagenen Netze, die sich durch das Fehlen von Bindegewebszellkernen auszeichnen, gehen kontinuierlich in das interfaszikuläre lockere Bindegewebe über, das seinerseits eine weitere Unterteilung der Bündel in solche geringerer Größenordnung vorgenommen hat. Trotz dieser Vermehrung sowohl des exoplasmatischen kollagenen Gewebes, das die einzelnen

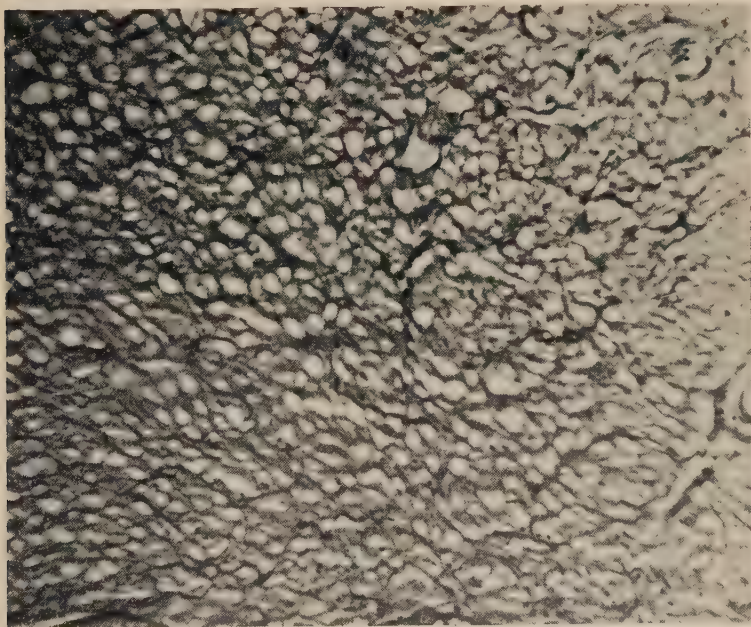


Abb. 6. Querschnitt durch die Ringsmuskulatur des Hornes einer im 9. Monat trächtigen Kuh zur Darstellung der Exoplasmamaschen. Hansen. 120×

Muskelfasern „entfesselt“ (Stieve) als auch des interfaszikulären Bindegewebes macht die gesamte Ringsmuskulatur des trächtigen Hornes den Eindruck einer größeren Kompaktheit, als es bei der Färse und beim nichtträchtigen Rind der Fall war. Die Erklärung hierfür liegt in der Umlagerung der Muskelfasern innerhalb der Muskelfaserbündel und der Bündel als solcher begründet.

Der Vorstellungsmodus dieser Umlagerung wird durch folgende ineinandergeschachtelte Bildreihe gegeben. Hierbei ist es notwendig, zwei nach Substrat und Lage in der Wandebene verschiedene Maschenarten scharf zu unterscheiden. Einmal handelt es sich um Maschen, die durch kollagenes Bindegewebe dargestellt werden und in denen die einzelnen Muskelfasern stecken. Diese Maschen seien kollagene Maschen oder besser Exoplasmamaschen genannt. Die Schnittebene, in der sie allein sichtbar werden, bietet der Wandlängsschnitt dar, der die Ringsmuskulatur quer trifft. Diese Ebene sei im Hinblick auf die Rohrform der Hornwand als Radialebene bezeichnet. Zum anderen handelt es sich um Muskelfaserbündelmaschen oder kurz Muskelmaschen, die gemäß ihrer bisherigen Beschreibung in den anderen beiden Schnittebenen der Hornwand (Querschnittebene und oberflächenparallele Schnittebene) sichtbar werden. Diese Ebenen werden der Kürze halber Querebene bzw. Oberflächenebene benannt.

Um unnötige Längen zu meiden, sollen im wesentlichen ein frühträchtiges und ein hochträchtiges Stadium beschrieben und diese dann mit den bisher erhobenen Befunden beim Kalb und bei der Färse bzw. Kuh verglichen werden. Bis zum ersten Drittel der Trächtigkeit bleibt der Bündelcharakter im Sinne des rundlich-polygonalen Querschnittes der Bündel (s. S. 218) der Ringsmuskulatur gewahrt. Dazu wird die Richtung der Bündel insgesamt einheitlich deutlich, indem auch die äußeren, bislang uneinheitlich verlaufenden Anteile der Ringsmuskulatur jene schraubig modifizierte zirkuläre Anordnung zeigen. Alle Bündel, die dort mehr radiär als oberflächenparallel lagen, sind nun in die Oberflächenparallele zu liegen gekommen, woraus allein schon eine bestimmte Wandverdünnung resultieren muß. Eine Änderung des Steigungswinkels der schraubigen Anteile ist dabei vorerst nicht festzustellen. In Stadien fortgeschrittenerer Trächtigkeit entsteht dann erneut ein völlig anderes Bild, das die endgültige Wandverdünnung, soweit sie die Ringsmuskulatur betrifft, weitgehend erklärt. Es ist dies die Umordnung der Bündel zu oberflächenparallelen Lamellen, die als dünnste Muskelhäutchen im Längsschnitt wie im Querschnitt besonders makroskopisch eine „Aufblätterung“ der Hornwand bedingen, wie sie ähnlich von Terruhn, Fumagalli u. a. auch am menschlichen Uterus beschrieben wird. Für den Mikroschnitt hat das zur Folge, daß in den genannten Schnittrichtungen nicht leicht ein zusammenhängender Schnitt zu erhalten ist, jedenfalls nicht bei einfachen Gefrier- und Paraffinschnitten, weil er entsprechend der Lamellierung zerfällt. Bei der Celloidineinbettung und der eben so gute Präparate liefernden aber weniger zeitraubenden Gelatineeinbettung nach Heringa-ten Berge

kommt durch die Verhinderung des Zerfalls der Schnitte wiederum der lamelläre Charakter weniger zum Ausdruck.

Makropräparatorisch sind die Muskelhäutchen zuweilen bis über Zentimeterlänge darzustellen, und es ist äußerst leicht, die Faserrichtung der sie zusammensetzenden Muskelfasern zu bestimmen, wie das Petersen auch beschreibt. Schneidet man z. B. ein Lamellenstück von einem Quadratzentimeter heraus und zupft an seinen Rändern mit spitzer Pinzette, dann werden die zur Hornquerachse parallelen Kanten zerfranst, während sich von den andern beiden Kanten schmale Streifen oder Fäden ablösen. Alle derart behandelten Lamellen lassen dasselbe, nämlich einen als zirkulär anzusprechenden Faserverlauf ihrer Bauelemente erkennen, den die Mikroschnitte bestätigen. Die in der Radialebene geführten Wandlängsschnitte zeigen darüber hinaus jene exoplasmatischen kollagenen Netze (Abb. 6), welche Exoplasma-maschen genannt wurden und in deren jeder eine Muskelfaser steckt.

Aus dieser Reihe von Zustandsbildern folgt zwingend der Modus der Umlagerung der Ringsmuskulatur in dieser Radialebene, der im Prinzip dem von Grützner und Müller, A. an der Ringsmuskulatur des Froschmagens beschriebenen Verschiebevorgang der Quere nach (s. u.) ähnelt. Petersen hat diesen Vorgang präzisiert. Danach kann er nur ablaufen, wenn ein besonders gestaltetes Maschensystem, in welchem die Muskelfasern stecken, es erlaubt. Solch ein Maschengitter ist hier vorhanden, und die langen Diagonalen seiner Maschen sind längs, die kurzen radiär angeordnet. Körperlich müßte man von einem System von Röhren (Schläuchen nach Grützner u. a.) sprechen, die oberflächenparallel abgeplattet sind. Diese Abplattung der Muskelbündel zu Lamellen erklärt weitgehend das Bild der wiedererlangten Kompaktheit (s. S. 222). Trotz vermehrter exoplasmatischer Peri- oder Interzellulär- und bindegewebiger Interfaszikular- bzw. Interlamellar-substanz entsteht deshalb der Eindruck einer kompakten Muskelmasse, weil das lockere perivasculäre Bindegewebe trotz Vermehrung durch die Oberflächenvergrößerung an geballter Ansammlung abgenommen hat. Es ist gewissermaßen auch lamellär geworden, aus Platzmangel. Gegenüber der neu dazugekommenen Zwischenmuskelfasersubstanz, jenem Exoplasma, zieht es in Form von allerdings deutlicheren aber wenig dickeren Zügen zwischen den Muskellamellen dahin, und nur um die Gefäße selbst haben sich breitere Spalten erhalten. Das kommt besonders makropräparatorisch zum Ausdruck, wo man Muskulatur und Bindegewebe ein hülsenartiges Bett für die Gefäße bilden sieht.

Die Überlegungen zu dem Weg, den jede einzelne Muskelfaser bei der Umlagerung nimmt, ergeben eine teilfunktionelle Betrachtung, die von der gesamtfunktionellen Betrachtung des Myometriums nicht wegzudenken ist, hier aber abgehandelt werden soll, um den Zusammenhang mit dem soeben Geschilderten zu wahren.

Grützner war beim Froschmagen davon ausgegangen, daß er beim leeren und gefüllten Magen nicht nur einen Unterschied in der Dicke der Muskelwand feststellte, sondern die Anzahl der Muskelfaserschichten beim gefüllten dünnwandigen Magen verringert fand. Ohne den Magen

mit dem Uterus vergleichen zu wollen, ist die Lumenvergrößerung beider Organe in die beiden Komponenten axiale Verlängerung und radiäre Erweiterung zerlegbar. Die Frage ist, ob die Wandverdünnung durch axiale Verlängerung oder radiäre Erweiterung oder durch beide Vorgänge gemeinsam zustande kommt und wie das geschieht. Grützner führt hierzu aus: „Sicher scheint mir: Die Vergrößerung des Froschmagens und wohl aller muskulösen Hohlorgane erfolgt sowohl durch Verschiebung der einzelnen kontraktile Elemente der Länge und der Quere nach, wie durch Verlängerung der einzelnen Elemente.“ Die Verschiebung der Länge nach stellt er sich nach jenem bekannten Bildschema vor, das zunächst drei Muskelzellen der Länge nach nebeneinander und dann dieselben drei Zellen der Länge nach hintereinander zeigt. Dieser der Oberflächenebene zugehörige Vorgang kommt genau so wie die Verlängerung der einzelnen Muskelfasern bei ihrer Ringsanordnung der radiären Erweiterung in Verbindung mit einer Wandverdünnung zugute. Die Verschiebung der Quere nach ist am besten in der Radialebene am Querschnitt eines Muskelbündels abzulesen, und zwar an dessen exoplasmatischem Maschengitter, bei welchem sich, schematisch, Quadratmaschen, in denen je eine Muskelfaser steckt, zu rhombischen Maschen verformen. Dieser Vorgang führt wie die vorgenannten beiden zur Wandverdünnung, im Unterschied zu jenen jedoch zu einer wenn auch geringen axialen Verlängerung.

Die weitere Frage ist nun, wie „schließlich bei der aktiven Verkleinerung des Hohlorgans“ (Grützner) diese drei Prozesse rückläufig werden. Wenn diese drei Vorgänge passiv zustande kommen, was sicher der Fall ist, dann kann man sich die rückläufige Bewegung bei zweien von ihnen durch die aktive Verkürzung der Muskelfasern unschwer vorstellen.

a) Die verlängerte Muskelfaser erfährt durch ihre Kontraktion ihre Wiederverkürzung, gleichgültig, ob die Verlängerung auf Grund eines verminderten Tonus, eines vermehrten Längenwachstums oder durch Tonusverminderung und Längenwachstum erfolgt ist.

b) Bei derselben Kontraktion „nehmen die dicker und fester werdenden Muskelzellen die Maschen mit“ (Petersen) und bewirken bei Rückverformung der rhombischen Maschen in quadratische ihre eigene Rückverlagerung.

c) Bei der Verschiebung der Länge nach, wie sie Grützner darstellt, ist es aber schlechterdings unvorstellbar, wie eine Reihe von hintereinander liegenden kontraktile Muskelfasern durch Eigenkontraktion nebeneinander zu liegen kommen soll. Und wie das aktiv nicht möglich ist, so auch nicht passiv in dem Sinne, daß etwa die Nachbarreihe eine solche Wirkung vollbringen könnte. Wie man sich nicht selbst an den Haaren aus einem Erdloch herausziehen kann, so kann man das auch nicht zu zweit gegenseitig. Dritte aber, die am Rande des Loches stehen, gibt es in diesem Vergleich nicht. Danach entfällt eine Verschiebung der Muskelfasern der Länge nach, und sie muß in der Tat auch gar nicht postuliert werden. Auch wenn man

nämlich in der Lage ist, die Anzahl der Schichten von der Dicke einer Muskelfaser bei verschiedenem Funktionszustand zu zählen und miteinander zu vergleichen, so ist es doch kaum durchführbar, eine seitliche Begrenzung vorzunehmen und zu bestimmen, daß z. B. aus 5 Schichten zu je 10 Zellen 2 Schichten zu je 25 Zellen geworden sind. Gerade das aber muß bewiesen werden, ehe man zu der Hypothese einer Verschiebung der Länge nach greifen kann. Grundsätzlich scheitern muß die absolute Bestätigung dieser Zählung, weil man sie nicht an demselben Organ vornehmen kann (s. auch S. 236). Näherungswerte dagegen sind nicht ausgeschlossen, wenn man Berechnungen und Messungen anstellt, welche die Daten zweier „gleichgroßer“ Organe als Größen einsetzt. Das aber auch nur, wenn eine Zunahme von Muskelfasern während des Wechsels der Funktionsstadien so gut wie ausgeschlossen ist. Beim Uterus entfällt auch diese Voraussetzung, wie noch ausgeführt wird.

Aber auch ein anderer Grund spricht gegen die Verschiebung der Länge nach, wie wir heute wissen. Grützner glaubte mit seiner sicheren Annahme der Längsverschiebung das Problem der Interzellularbrücken entscheiden zu können, die tatsächlich kaum vorhanden sein dürften, wenn seitliche Nachbarzellen zu übernächsten Zellen in der Längsrichtung werden können. Die Frage der Interzellularbrücken ist aber heute noch nicht einhellig entschieden. Die Verschiebung der Quere nach und die Verlängerung der Muskelfasern braucht ihnen jedenfalls nicht zu widersprechen, setzt man einen allgemeinen gleichen „Rhythmus“ dieser Vorgänge voraus. Gesichert ist dagegen die synzytiale Kontinuität der Myofibrillen (Hägquist), die jede Längsverschiebung im Sinne Grützners ausschließt.

Demnach ist die Wandverdünnung im Hinblick auf die Ringsmuskelbündel des Uterushornes nur möglich durch Verdünnung der Muskelfasern im Zuge ihrer Verlängerung und durch Verschiebung (Umlagerung, Umschichtung) ihrer Quere nach in der Radialebene. Die Muskelfaserverdünnung ist dabei noch problematisch, da es sich nicht nur um eine Verlängerung durch Tonusverminderung der Stamm-Muskelfasern handelt, sondern um hypertrophierte Fasern, deren Hypertrophie eine Verlängerung und Verdickung der Einzelfasern bedingt. Bei der atonischen Verlängerung kann dann die hypertrophierte Muskelfaser eventuell dicker sein als sie es ursprünglich war (Müller, F.). Ferner sind neugebildete Zusatzfasern unterzubringen, was später zur Sprache kommt.

Die Voraussetzungen, Vorgänge und Auswirkungen bezüglich der Umlagerung vorhandener Muskelfasern ihrer Quere nach wiederum können verschiedene sein. Ohne alle denkbaren oder realen Möglichkeiten zu diskutieren, sollen die speziellen Verhält-

nisse beim juvenilen und trächtigen Rinderuterus weiterhin betrachtet werden, nun jedoch unter Berücksichtigung ihrer kompakten (Kalb) und gebündelten (Kuh) Muskelanordnung. Dabei sind einmal die Verlagerungsrichtung, ihre Folgen und die sie bedingenden Kräfte und andererseits diejenigen Faktoren zu bedenken, die die Rückverlagerung gewährleisten.

a) Verlagerungsrichtung: Wenn das Ziel alleine eine wesentliche Verminderung der Schichten oder Lagen der Muskelfasern sein soll, ist hierfür eine kompakte Schichtung, die einheitlich die ganze Wanddicke umfaßt, wie es beim Kalbe weitgehend der Fall ist, genau so geeignet wie eine Gliederung der Muskelfasern in Bündel, die ein zusätzliches oberflächenparalleles Muskemaschengitter darstellen. Vom exoplasmatischen Faserbündelgerüst der Radialebene ausgehend, das die einzelnen Muskelfasern ihrer Quere nach maschenartig umflieht und dessen Maschen bei drehrunden Muskelfasern der Einfachheit halber als quadratische aufgefaßt werden können, ergeben sich folgende Richtungsmöglichkeiten der Maschenverschiebung, die einander ausschließen. Entweder werden alle Quadratdiagonalen AC der gleichmäßig mit ABCD bezeichneten Quadratmaschen oder alle Quadratdiagonalen BD zu langen Rhombusdiagonalen. Es verlängern sich demnach entweder alle Diagonalen AC oder alle Diagonalen BD. Stellen AB und CD die oberflächenparallelen äußeren (AB) und inneren (CD) Maschenkanten dar, während AD kaudal und BC kranial liegen, dann kann bei der Verlängerung von AC entweder AB fixiert sein und DC wird kranial verlagert, oder DC ist fixiert und AB wird kaudal verlagert, oder die oberflächenparallelen Kanten sind nicht fixiert und DC wird kranial und AB kaudal verlagert. Sinngemäße Änderungen ergeben sich bei Verlängerung von DB. Das ist, wie gesagt, ohne Unterschied bei kompakter wie bei gebündelter Muskulatur der Fall. Wenn alle Maschen sich in ein und derselben Weise verformen sollen, ist für die gebündelte Anordnung allerdings die Einschränkung zu machen, daß die Bündel nicht isoliert sein dürfen, sondern durch schraubige Komponenten miteinander verbunden sein müssen, wie es beim Uterus der Fall ist.

b) Folgen: Die Folge dieser Umlagerung ist bei kompakter Anordnung entsprechend der Verlängerung einer exoplasmatischen Quadratmaschendiagonalen zur langen Rautenmaschendiagonalen eine Gesamtwandverdünnung und eine Verlängerung des Wandrohres. Unter Außerachtlassung einer evtl. damit einhergehenden unbedeutenden axialen oder radiären Lumenvergrößerung beträgt diese Verlängerung der Wand bei einer angenommenen Verdünnung um etwa die Hälfte — eine weitere Verdünnung muß ausgeschlossen werden, da das Maschenlumen zu klein werden würde — nicht ganz soviel, wie die Wand vorher dick war, ist also ebenfalls unbedeutend.

Über diese geringfügige Rohrverlängerung hinaus ist bei kompakter Anordnung der Ringsmuskelfasern keine weitere Verlängerung zu erwarten. Die Exoplasmamaschen verhindern dieses, indem sie die dicht

bei dicht das Lumen umlaufenden Muskelfasern strohmattenartig in kraniokaudaler Richtung zusammengeflochten halten.

Anders ist das bei der Maschenanordnung von gebündelten Muskelfasern, die durch Aufsprennung des Exoplasmageflechtes zustande kommt, indem die kraniokaudal aufeinander aufgeschlossenen Muskelfasern durch Vermehrung des perivasculären lockeren Bindegewebes in ihre beschriebene flachschraubig modifizierte Kreisanordnung und damit in eine Raumgitteranordnung von zu Bündeln zusammengefaßten Fasergruppen überführt werden. Wie dies im einzelnen geschieht, ist bisher noch nicht in Frage gestellt worden. Der Vergleich der Ringsmuskelanordnung des Kalbsuterus mit derjenigen geschlechtsreifer Uteri fordert jedoch einen dergestalteten Vorgang, wie er ähnlich z. B. von der Umwandlung der Knochenkompakta in die spongiöse Architektur bekannt ist. Vorgezeichnet ist eine solche Bindegewebsdurchsetzung der kompakten Muskelfaserlagerung beim Kalbe durch jene im Flachschnitt beschriebenen spindelförmigen Lücken, die Querschnitte durch radiäre Bindegewebsstraßen darstellen, die das Ringsmuskelrohr radiär kanalisieren. Sie sind dort jedoch derartig schmal und kurz, daß sie dem Eindruck der kompakten Anordnung der Muskulatur keinen Abbruch tun. Wie aber die Vermehrung des vordem ebenfalls vorhandenen Exoplasmas während der Schwangerschaft die einzelnen Muskelfasern zur Verschiebung ihrer Quere nach in der Radialebene freigibt, so gestattet die zunehmende Untergliederung in Muskelbündel und die zunehmende Vergrößerung der von ihnen gebildeten Maschen der Ringsmuskulatur eine Maschenverschiebung in der Oberflächenebene. Diese Verschiebungsmöglichkeit der Muskelmaschen ist völlig verschieden von jener der Exoplasmamaschen, was vor allem durch ihre Lage in verschiedenen Wandschnittebenen bedingt ist. Die Muskelmaschenkanten sind Anteile von das Lumen beidsinnig umlaufenden Schraubenlinien, während die Kanten der Exoplasmamaschen nicht rings, sondern längs verlaufen, und zwar kontinuierlich bei kompakter Anordnung und durch lockeres Bindegewebe unterbrochen bei gebündelter Anordnung der Ringsmuskulatur. Für die Verlängerung des Ringsmuskelrohres bedeutet die Verschiebung der Exoplasmamaschen nur eine unbedeutende Komponentenwirkung. Die Verschiebung der Muskelmaschen hingegen kann, je länger die Maschenkanten sind, eine um so bedeutendere Rohrverlängerung bzw. Rohrverkürzung bewirken, je nach der Ausgangslage ihrer langen Diagonalen. Beim Horn des Rinderuterus, bei dem die Hauptdiagonale der Muskelmaschen senkrecht zur Hornlängsachse steht, wäre demnach die axiale Verlängerung in beträchtlichem Maße durch Verschiebung dieser Maschen möglich. Da die Maschen in der Ausgangslage ein verhältnismäßig geringes, mit lockerem Bindegewebe und Gefäßen angefülltes spindelförmiges Lumen besitzen, kann der Verbleib dieses Mascheninhaltes betreffs seiner Auswirkung auf die Wanddicke bei dieser Verschiebungsrichtung nie zur Dickenzunahme führen, was nicht der Fall wäre, wenn sich Quadratmaschen zu schlanken Spindeln verformen würden. Die in der Oberflächenebene sichtbaren Muskelmaschen sind demnach durch Ver-

formung zu einer Hornrohrverlängerung — bei gleichbleibender Maschenkantenlänge allerdings unter gleichzeitiger radiärer Lumenverengung — in der Lage. Die Exoplasmamaschen können diese Verlängerung durch ihre Verformung auch nicht angenähert erreichen. Die in der Querebene sichtbaren Muskelmaschen schließlich müssen bei diesem Vorgang seitlich (von außen nach innen) aneinanderrücken und bedingen dadurch ihrerseits eine bestimmte Wandverdünnung.

Blickt man nach dieser Überlegung auf die Daten der Trächtigkeitsvergrößerung des Uterus, dann entsteht ein Widerspruch zwischen der bekannten Wandverlängerung um etwa das Siebenfache und den als fast gleichgroß bleibend beschriebenen Winkeln der Muskelmaschen der schraubig modifizierten Kreismuskulatur. In dieser Beziehung besteht ein grundsätzlicher Unterschied zum menschlichen Uterus, bei welchem Goerttler eine mit der axialen Verlängerung im Einklang stehende Maschenwinkelveränderung beschreibt. Jener Widerspruch und dieser Unterschied bleiben zu erklären.

Dabei erweist sich, daß die Gitteranordnung von gebündelten glatten Muskelfasern beim Rinde von ganz besonderer Bedeutung wird, welcher eine kompakte Anordnung nicht gerecht werden kann.

Um die angeschnittene Frage noch einmal zu präzisieren: Es war ausgeführt worden, daß durch Verformung von in der Radialebene liegenden quadratischen Exoplasmamaschen in die Rautenform eine bestimmte Wandverdünnung möglich ist. Diese Wandverdünnung war mit einer geringgradigen Wandverlängerung gekoppelt als direkte Folge bzw. als gleichzeitiger Effekt der rhombischen Umformung. Bei kompakter Muskelfaseranordnung ist kein Weg zu sehen, der zu einer erheblich vermehrten Verlängerung führen könnte. Bei zusätzlich vorhandener gebündelter und in der Oberflächenebene liegender Muskelmaschenanordnung jedoch ist eine weitere Verlängerung möglich, wenn die der Hornlängsachse parallelen Diagonalen der Muskelmaschen sich durch Maschenverschiebung verlängern, die Muskelfaserschrauben also steiler werden. Das ist bei den Ringsmuskelmaschen des Uterushornes des Rindes aber nicht der Fall. Stellten die Ringsbündel reine Kreiszüge dar, wäre eine Verlängerung des Wandrohres ebenfalls denkbar, indem der kraniokaudale Abstand der Muskelringe zunehmen würde, ähnlich wie das bei den Drüsen eines ungebläht und eines gebläht fixierten Darmes zu beobachten ist. Aber auch diese Möglichkeit entfällt. Immerhin müßte aber theo-

retisch auch bei der Maschenanordnung der Ringsmuskulatur ein Bild zustandekommen, das dem der Darmdrüsen entspricht in dem Sinne, daß auf eine bestimmte Fläche der trächtigen Uteruswand weniger Bündel kommen müssen, als sie bei der nichtträchtigen zu finden sind (s. S. 236); denn bei gleichbleibend anzunehmender Maschenzahl wird die Oberfläche des schwangeren Uterus ja größer. Und das ist in der Tat möglich, ohne daß die Maschenwinkel sich verändern und hängt untrennbar mit der Umfangsvermehrung des Uterushornes zusammen. Ja, es ist sogar bei einer Verkleinerung der spitzen Winkel der spindelförmigen Muskelmaschen und damit durch Verkürzung der kurzen in der Richtung der Hornlängsachse liegenden Diagonalen eine Wandverlängerung nicht ausgeschlossen und mathematisch einwandfrei zu berechnen. Hätte seiner Zeit Grützner die Wandverdünnung des Froschmagens von dieser Seite gesehen und die statthabende Lumenvergrößerung nach diesen Gesichtspunkten bewertet, er hätte damals vielleicht schon auf die Annahme einer Muskelfaser-verschiebung der Länge nach verzichten können. Wenn nämlich oberflächenparallele Maschen glatter Muskelfasern auf Grund erhobener Befunde keine Verlängerung des durch sie gebildeten Organes nach Art eines Maschengitters zugfester Fasern hervorbringen und auch die Umlagerung von Bündeln zu Lamellen in der Radialebene der geforderten Verlängerung nicht genügt, dann bleibt nur noch die Möglichkeit der Rohrverlängerung durch Eigenverlängerung der Muskelfasern, gleich, ob dieses durch Tonusverminderung, Längenwachstum, Neubildung oder eine Kombination von diesen Vorgängen erfolgt. Diese Eigenverlängerung bedeutet nämlich bei der Anordnung glatter Muskelfasern in Maschen, daß die Maschenkanten sich verlängern ohne die Winkel, die sie einschließen, notwendigerweise mit zu verändern. Bei jeder Maschenform, deren Winkel gleich groß bleiben, deren Kanten sich aber verlängern, stehen die Verlängerungen beider Diagonalen in einem bestimmten Verhältnis zur Kantenverlängerung und zueinander. Setzt man z. B. bei einer spindelförmigen gleichseitigen Masche für die spitzen Winkel 16° ein, dann ist die kurze Diagonale stets etwa $\frac{1}{7}$ so lang wie die Hauptdiagonale, beide Diagonalen verhalten sich also wie 1:7. Bei spitzen Winkeln von 9° ist das Verhältnis etwa 1:12. Wächst die Hauptdiagonale auf 70 bzw. 120, dann wächst die Nebendiagonale

auf 10. Durch dieses direkt proportionale Wachstum beider Diagonalen bleibt das Verhältnis 1:7 bzw. 1:12 gewahrt, und das heißt nichts anderes, als daß bei der angenommenen Verzehnfachung der Diagonalenlängen sowohl der Hornumfang als auch die Hornlänge sich verzehnfachen. Setzt man die tatsächliche Umfangvermehrung mit 12mal und die tatsächliche Hornverlängerung mit 7mal, zu welchen Zahlen ich auf Grund eigener Messungen (s. S. 242) gekommen bin, dann wird klar, daß das Wachstum der Maschenkanten zur Erklärung beider Verlängerungen nicht ausreicht. Je mehr die 12fache Umfangsvermehrung erfüllt wird, um so übermäßiger wird die nur 7fach erforderliche axiale Verlängerung, und je genauer die 7fache Hornverlängerung erreicht wird, um so unzureichender bleibt die Umfangsvermehrung um das 12fache. Es muß demnach neben dem Wachstum der Maschenkanten und Maschendiagonalen eine zusätzliche Verlängerung der quer zur Längsachse liegenden Hauptdiagonalen der Maschen erfolgen, die das Verhältnis von Haupt- zu Nebendiagonalen zugunsten der Hauptdiagonalen verschiebt, die spitzen Winkel also verkleinert.

Diesen theoretischen Ergebnissen wird von keinen praktischen Befunden widersprochen. Im Gegenteil werden sie z. T. bestätigt und zum anderen Teil können sie zumindest so gedeutet werden (s. S. 234). Obwohl von der Wandverdünnung ausgegangen wurde, hat sich nun die Wandoberflächenvergrößerung als untrennbar mit der Wandverdünnung gekoppelt gezeigt, und beide Vorgänge ergänzen sich trotz scheinbaren Widerspruchs von Hornverlängerung und Verkleinerung der spitzen Maschenwinkel zu einer übergeordneten Funktion, die Wandstabilität genannt werden kann und deren wesentliches Merkmal eine allseitige Wandverdichtung trotz Auflockerung ist. Bei der Umlagerung der Muskelfaserbündel zu Lamellen ergab sich, daß die erreichte Wandverdünnung nicht durch eine genügende Wandverlängerung begleitet wurde. Während bei kompakter Muskelanordnung überhaupt keine Möglichkeit vorhanden war, die zu weiterer Wandverlängerung führen könnte, ließ die gebündelte Anordnung einen solchen Weg offen, z. B. durch Entfernung der Bündel voneinander (bei isolierten Kreisbündeln) bzw. durch Verschiebung der Bündelmaschen im Sinne der Verlängerung ihrer kurzen Diagonalen. Dem widerspricht aber die fast rein zirkuläre Gitteranordnung der Lamellen im Stadium der Trächtigkeit, wonach die Muskelmaschen gegen-

über der Nicht-Trächtigkeit relativ schmaler geworden sind, die kurzen Diagonalen sich also relativ verkürzt haben. Danach müßte die Wandverdünnung, sieht man zunächst von der tatsächlichen Oberflächenvergrößerung ab, durch die Abplattung der Bündel zu Lamellen zustande gekommen sein, jedoch unter gleichzeitiger Stauchung des Wandrohres in der Längsachse zufolge relativer Maschenverschmälerung.

In Wirklichkeit verlängert dieses Rohr sich aber um das 7fache, und zwar trotz relativer Maschenverschmälerung parallel zur Längsachse. Die Erklärung hierfür ist mit der (zirkulären) Eigenverlängerung der Muskelfaserbündel gegeben, die sich naturgemäß der Maschenformation mitteilt. Dadurch vergrößern sich die Maschen unter Beibehaltung ihrer Form (Winkel) derart, daß, nacheinander betrachtet, noch vor Erreichen der notwendigen Umfangvermehrung des Rohres die erforderliche Rohrlänge erstellt wird. Da die Hauptdiagonalen aber weiter „wachsen“ müssen, muß dem „Wachstum“ der Nebendiagonalen Einhalt geboten werden, und das ist möglich durch Zug in Richtung der Hauptdiagonalen, wodurch die Maschen an ihren spitzen Enden spitzwinkliger werden bzw. was dasselbe ist, sie sich verformen und schmalere Form erhalten.

Zusammengefaßt, kommt die Wandverdünnung des Myometriums durch eine radiäre und eine longitudinale Verdichtung zustande.

1. Die radiäre Verdichtung erfolgt

- a) durch Verschmälerung der Muskelbündel zu Lamellen, wobei hier an die radiäre Abflachung in der Radialebene, an die Lamellendicke, zu denken ist, und
- b) durch Zusammenrücken der Lamellen im Sinne einer Aneinanderlagerung ihrer nach innen und außen gekehrten breiten Flächen. Das vermehrte interfaszikuläre Bindegewebe wird dabei zum platten interlamellären Bindegewebe zusammengedrückt.

2. Die longitudinale Verdichtung wird bewirkt

- a) durch die Verbreiterung der Muskelbündel zu Lamellen, wobei hier an die longitudinale Lamellenbreite in der Radialebene zu denken ist, und
- b) durch ein kraniokaudales Zusammenrücken derselben Lamellen, was einer Verkleinerung der spitzen Winkel

der Muskelmaschen und damit einer Verschmälerung der Muskelmaschen gleichkommt.

Diese Vorgänge haben jedoch die Wandverdünnung nicht etwa zum Ziele. Wandverdünnung ist keine Funktion, sondern ein Folgezustand anderer funktioneller Vorgänge, wie z. B. der Oberflächenvergrößerung. Wie die verdünnte Wand sich aber ordnet, ist zweifellos leistungsbezogen. Darauf weisen die Begriffe Stabilität und Verdichtung genau so hin wie die bei Beschreibung des histologischen Schnittes gebrauchte Formulierung einer wiedergewonnenen Kompaktheit der Ringmuskulatur.

Welche Stützen bietet nach diesen Überlegungen nun das Präparat für die beschriebene Weise der Wandverdünnung? Über die genannten histologischen und präparatorischen Befunde hinaus ist zu sagen, daß entsprechend der Verlängerungsrichtung des Hornes nach kranial auch die Verformung der Muskelbündel zu Lamellen kranial gerichtet sein muß. Die Frage, welche Diagonale der kollagenen Exoplasmamaschen zur längeren wird, ist dahingehend zu entscheiden, daß es diejenige ist, die von innen-kaudal nach außen-kranial zieht; denn mit Goerttler kann sich an einem an beiden Enden geschlossenen Hohlkörper nur die äußere Wandschicht gegen die innere verschieben. Im übrigen hat diese Überlegung für den Rinderuterus nicht die Bedeutung wie beim Menschen, da es bei ihm zur Verschiebung der äußeren gegen die inneren Wandteile nicht kommt. Nur de Bruin benennt einen dem Bandlischen Retraktionsring (Michnoff, Knaus) des Menschen ähnliche Bildung am Rinderuterus, die jedoch aus dem dorsalen Lig. intercornuale bestehen dürfte, welches gemeinsam mit dem ventralen Zwischenhornband allerdings eine erhebliche Verlagerung erfährt (s. S. 284).

Als Stütze für diese Verlagerungsrichtung nach kranial dienen auch die zusammengepreßten interlamellären Bindegewebszüge im Wandlängsschnitt (Abb. 7), die zum größten Teil von innen-kaudal nach außen-kranial ziehen.

Schließlich sprechen auch die Gefäße im gleichen Sinne, obwohl spezielle Untersuchungen hierzu nicht angestellt wurden. Doch ist soviel zu sagen, daß das Horn durch die zirkulären Gefäße in intervaskuläre Segmente (Abb. 8) unterteilt wird, die sich mit fortschreitender Trächtigkeit vergrößern, wobei hier ihr kraniokaudaler Abstand voneinander interessiert. Wenn vom inneren Muttermund an gerechnet am nicht-trächtigen Uterus durchschnittlich der einfachen Rechnung halber z. B. 10 Zirkulärgefäße das Horn umgreifen, die einander im Abstand von 3 cm folgen, dann liegt am Ende der Trächtigkeit das kranialste Gefäß nicht mehr 30 sondern 210 cm kranial der Cervix-Corpus-Grenze. Jedes Intervaskulärsegment hat sich entsprechend der Hornverlängerung um das siebenfache verlängert, und den Marken 1, 3, 6 . . . 30 entsprechen nun die Marken 1, 21, 42 . . . 210. Die kranialste Marke legt demnach den weitesten Weg zurück, während zwischen je zwei Marken eine gleiche Anzahl von Muskelmaschen bestehen bleibt.

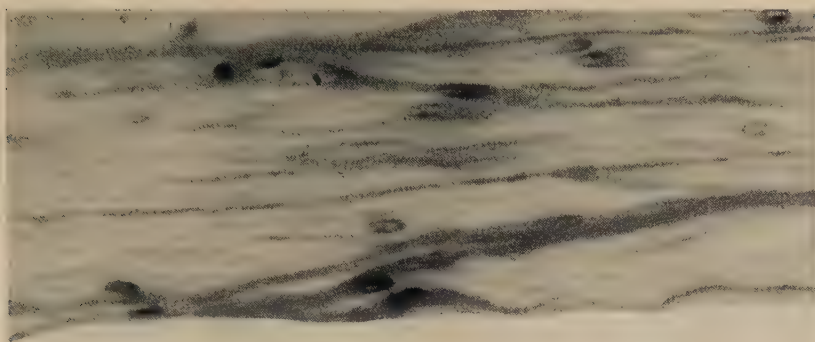


Abb. 7. Längsschnitt durch die Wand des Hornes einer im 9. Monat trächtigen Kuh. Hansen. 508×
links im Bild=kaudal, unten im Bild=innen



Abb. 8. Gefäßpräparat eines rechten hochträchtigen Uterushornes der Kuh. Lateralansicht. Nach
einer unveröffentlichten Abbildung von Schummer

Das Gesamtverlagerungsschema entspricht der Abb. 9. Die kleinsten Rhomben stellen darin die Ausgangsmaschen dar. Die gestrichelten zeigen die Muskelmaschen, die entstehen würden, wenn die Maschenkanten der Ausgangsmaschen sich um das Zwölfwache verlängern, und die ausgezogenen Linien bedeuten die endgültigen Maschen bei siebenfacher Hornverlängerung.

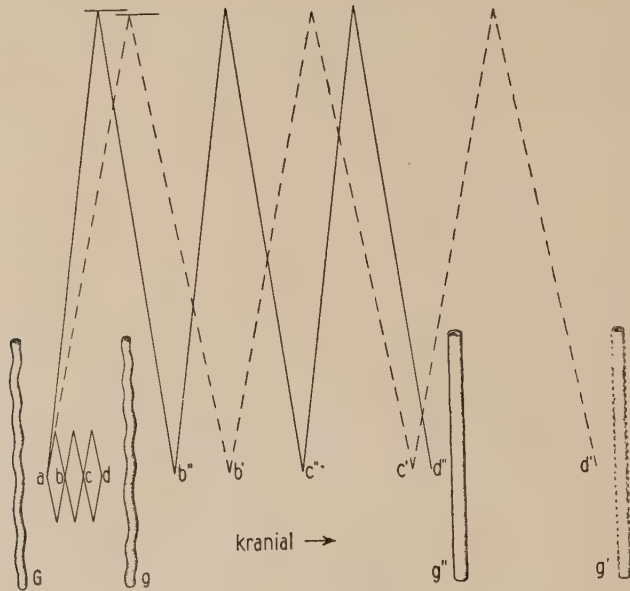


Abb. 9. Schema zur Darstellung der Wachstumsvergrößerung und Verschiebung der Ringmuskelmaschen des Uterushornes während der Trächtigkeit.

G, g, g', g'', Gefäße. Der Abstand von G zu g (g', g'') bedeutet die Länge eines intervaskulären Segmentes

Diese Abb. 9 zeigt zugleich, wie die Verlagerung des Hornes nur nach einer Richtung hin durch die Muskelmaschenveränderungen gegeben ist. Auch wird klar, daß beim trächtigen Horn weniger Muskelmaschen auf eine Längeneinheit kommen (s. a. S. 231) als beim nichtträchtigen, trotz Verkleinerung der spitzen Winkel. Die praktische Nachprüfung dieser zwangsläufigen Folge der Maschenvergrößerung ist allerdings nicht möglich, wie auf S. 227 nachgewiesen wurde.

Was die Spindelform der Muskelmaschen bezüglich der Änderung ihrer spitzen Winkel und damit die Änderung der Ganghöhe der Muskelschrauben betrifft, so ist es unwesentlich, ob die Ganghöhe in frühen Stadien der Trächtigkeit etwas größer wird, um danach abzunehmen, oder ob sie kontinuierlich abnimmt. Denn im Falle der geringgradigen

Steilerstellung der Muskelschrauben ist der Ablauf dadurch gekennzeichnet, daß z. B. auf einen spitzen Winkel von 20° im nichtträchtigen Zustand ein solcher von 25° im frühträchtigen und von 10° im hochträchtigen Zustand folgt. Im Falle nichterfolgender Steilerstellung entfällt die mittlere Phase (25°) und es nimmt der Winkel von 20° kontinuierlich auf 10° ab. Am Ende steht jedenfalls eine Verkleinerung der spitzen Winkel, wie aus den Auffaserungsversuchen der Lamellen zu erschließen ist, die einen nahezu kreisförmigen Verlauf der Lamellenfasern zeigten. Dasselbe besagt jeder Wandlängsschnitt, der die Ringmuskulatur stets quer trifft.

c) *Die Kräfte*, die zu diesen Verformungs- und Umlagerungsvorgängen führen, sind biologischer und mechanischer Natur. Mit der Nidation machen sich hormonelle, auch auf die Muskulatur Einfluß nehmende Umstimmungen bemerkbar, die mit einer gewissen Größe des Eies auch von mechanischer Bedeutung werden. Hierbei kommt ein Zug auf Grund des Fruchtgewichtes und ein Druck auf Grund des Fruchtumfanges in Frage. Beide brauchen nicht ständig vorhanden und damit meßbar zu sein, sondern kommen größtenteils durch Körperhaltung des Muttertieres zustande. Die Lageveränderung der Cervix und der Vergleich beider Hörner miteinander beweisen jedoch diese Kräfte. Die Cervix wird nach weitgehend übereinstimmenden Angaben gegen Mitte der Trächtigkeit aus der Beckenhöhle heraus in die Bauchhöhle gezogen, und zwar unter Aufgabe ihrer horizontalen Lage über der Symphysis pubis zugunsten einer Vertikalstellung vor dem Schambeinkamm. Gegen Ende der Trächtigkeit wird diese Bewegung wieder rückläufig, da der Uterus nach Erreichen der ventralen Bauchwand durch weitere Größenzunahme dorsal wieder höhersteigt.

Könnte man diesen Vorgang des „Vorderlastigwerdens“ des Uterus nur mit Rücksicht auf seine kaudale Verankerung betrachten, dann würde die Verformung der Muskelmaschen seiner Ringmuskulatur im Sinne einer Verlängerung ihrer kurzen Diagonalen erfolgen müssen (Abb. 10b). Diese Maschenverschiebungsart ist zu Beginn der Kranioventralverlagerung des Uterus auch nicht restlos auszuschließen. Da andererseits der Uterus als fast kreisförmig gekrümmtes Rohr an zwei Stellen verhältnismäßig geringgradiger Lageveränderungen, nämlich an

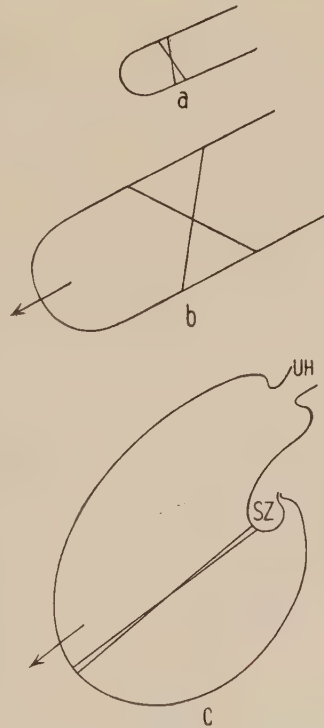


Abb. 10. Schema zur Darstellung der Maschenverschiebung der Ringmuskulatur am Uterushorn des Rindes während der Trächtigkeit

der Cervix (Abb. 10c; UH) und am Kranialabschnitt des Hornes — jenem Schneckenzentrum (SZ) —, aufgehängt bleibt, während der Scheitel der großen Kurvatur des mittleren und parallelen Abschnittes sich mächtig nach kranioventral vorwölbt, wirkt ein Zug des Inhalts vornehmlich auf den Querdurchmesser des Hornes (Abb. 10c) und verkürzt die kurzen Diagonalen der Muskelmaschen. Beim Innendruck ist eine gleiche Doppelwirkung festzustellen, weil dieser Druck natürlich allseitig wirkt, also ebenfalls in die Länge wie in die Quere. Daß der Inhalt in diesem Sinne von Einfluß ist, zeigt das nichtträchtige Horn, das kleiner bleibt, bzw. die Zwillingsträchtigkeit, bei welcher beide Hörner sich gleichmäßig entwickeln. Diesem Innendruck, der sich aus einem Massendruck und einem Wachstumsdruck zusammensetzt, muß die Uteruswand gewachsen sein, ebenso wie den auftretenden Zugkräften und Einwirkungen von außen. Die diesen Aufgaben an sich entgegenstehende Wandverdünnung wird durch die gleichzeitige Verdichtung und Lamellenumordnung der Ringmuskulatur ausgeglichen. Hinzu kommt vor allem eine Verstärkung der Serosa (Schmaltz, entgegen anderen Autoren), die ich bestätigen kann.

Die Frage der zwölfwachen Umfangsvermehrung ist durch diese bisherigen Betrachtungen jedoch in keiner Weise gelöst. Da dieselbe über das Maß der von Lange gefundenen Norm der achtfachen hypertrophischen Eigenverlängerung der glatten Muskulatur hinausgeht, müssen hyperplastische Vorgänge hinzukommen. Die Maschenverschiebung nämlich zeitigt über das hypertrophische Längenwachstum hinaus nur einen minimalen zusätzlichen Längenzuwachs der Hauptdiagonale, was aus Abb. 9 ohne weiteres abzulesen ist. Diese Frage soll jedoch in einem besonderen Abschnitt behandelt werden, in welchem ich die noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen hyperplastischer Vorgänge kurz mitteilen möchte und der des Zusammenhanges wegen sogleich angeschlossen werden soll.

d) *Die Rückverlagerungsfaktoren* werden durch Kontraktionsvorgänge dargestellt, über die das Wesentliche S. 225ff. gesagt wurde und die in der gesamtfunktionellen Betrachtung nochmals zur Sprache kommen.

5. Zur Neubildung von Muskelfasern und ihre Bedeutung für die Umfangsvermehrung

Analytische Untersuchungen, wie sie Stieve zur Neubildung von Muskelfasern im menschlichen Myometrium durchgeführt hat, wurden auch von mir für den Rinderuterus angestellt. Wenn meine Beobachtungen zu diesem umstrittenen Gebiet der Hyperplasie von Muskelfasern des Uterus nach Art einer vorläufigen

Mitteilung hier ihren Platz finden, dann nur, weil sie zur Erklärung funktionell-synthetischer Fragen unumgänglich sind.

Stieve hat nach meinem Urteil für den menschlichen Uterus den Beweis für Muskelfaserneubildungen aus Bindegewebszellen verschiedener Provenienz erbracht und damit Kölliker bestätigt. Er nennt die auf diese Weise entstandenen Muskelfasern Ersatz- oder Ergänzungsmuskeln. Fischer-Wasels sowie sein Schüler Büngeler beweisen beim Rattenuterus das Vorkommen von Mitosen. Lange findet diese ebenfalls bei der Ratte und gibt ihnen die funktionelle Bedeutung von Ersatzmuskeln im strengen Sinne des Wortes, indem sie nur Muskelfasern ersetzen, die infolge Überanstrengung zugrunde gegangen sind. Nach ihm bedarf der Rattenuterus keiner andersgearteten Neubildung, da die Hypertrophie zur Deckung der Oberflächenvergrößerung bei weitem ausreicht. Bargmann gibt an, daß die Uterusmuskulatur sich mitotisch vermehrt. Bei Schröder findet man eine weitere Reihe sich widersprechender Angaben aufgeführt. Auch für das Rind sind die Angaben ähnlich unterschiedlich. Nach Rab und Straßmann z. B. kommt während der Schwangerschaft nicht eine Muskelfaser hinzu. Nach Kilian, Kölliker, Reichmann u. a. finden nur in der frühen Schwangerschaft Neubildungen statt. Ich möchte hier drei z. T. durch Abbildungen unterstützte Beobachtungen (1, 2a und b) mitteilen:

1. An Stammuskelfasern, die an ihrem typischen Zellkern kenntlich sind, sah ich weder mitotische noch amitotische Teilungsvorgänge. Da Teilungen dieser Muskelzellen beim Menschen und den Haussäugetieren meines Wissens bisher nicht beobachtet wurden — Bargmann belegt seine gegenteilige Angabe nicht —, bestätige ich damit diese Beobachtungen für den Rinderuterus.

2. Eine den Befunden Stieves ähnliche Muskelfaserbildung aus Bindegewebszellen dürfte bei Färsen- und trächtigen Uteri vorkommen und gehört nach meinen Beobachtungen zum normalen wie zum Schwangerschaftswachstum. Ich fand sie stets im perivaskulären lockeren Bindegewebe der Ringsmuskulatur, bin aber noch nicht in der Lage, eine ähnliche formenreiche und lückenlose Reihe von Bildern wie Stieve zu liefern. In der Längsmuskulatur konnten Bilder, die mit diesen vergleichbar sind, nicht registriert werden. Worin bestehen sie?

Ich unterscheide zwei zeitlich aufeinanderfolgende Stadien der Muskelfaserneubildung aus Bindegewebszellen, von denen das

eine den Status nascendi darstellt (a), während das andere amitotische Teilungen solcher zusätzlich gebildeten kontraktile Faserzellen zeigt (b).

a) Die Entstehungsstätten zeichnen sich ausnahmslos durch eine meist reichliche Ansammlung von eosinophilen Leukozyten aus, welche an sich auf ein hierörtliches Geschehen aufmerksam machen. Alle diese Leukozytenansammlungen zusammengenommen ergeben das Bild einer Gewebseosinophilie, das einen gewissen Gegensatz zu hämatologischen Befunden schwangerer Rinder bildet. Storkebaum gibt in allerjüngster Zeit diesbezüglich dasselbe an, was Schultz um die Jahrhundertwende fand, nämlich daß im Blut klinisch gesunder tragender Rinder die eosinophilen Leukozyten nicht vermehrt sind. Bei Durchmusterung des in den Gefäßen vorhandenen Blutes konnte ich in meinen Schnitten kaum Eosinophile finden, und ich fand sie auch nie in einer derartigen Lage zu den Gefäßen, daß von ihrer Auswanderung aus den Gefäßen gesprochen werden mußte. Es handelt sich demnach offenbar um an diesen Orten entstandene Leukozyten, deren Formenreichtum die ganze Skala vom fragmentierten einfachen bis mehrfachen Kern mit geschlossener Granulaansammlung bis zur Kernzerstörung und Zerstreuung der Granula nach Art der Russelschen Körperchen, wie sie Maximow von Plasmazellen genannten Formen angibt, die den Eosinophilen äußerst ähnlich sind. Was nun zu der Annahme führt, daß diese Ansammlungen Muskelfaserkeime oder doch Zentren solcher Keime darstellen, ist das Vorkommen von sonst nicht beobachteten spindelförmigen dunkelgefärbten Kernen in einigen dieser Leukozytenansammlungen. Diese auch bananenförmig gebogenen Kerne, deren Zelleib einschließlich der zu fordernden Längsfibrillierung noch nicht sicher nachgewiesen werden konnte, liegen stets in unmittelbarer Nähe von Stammuskelfasern und legen sich entsprechend deren Orientierung an diese an. Das konnte, wie gesagt, sowohl bei Färsenuteri als auch vermehrt an schwangeren Organen beobachtet werden.

b) Bei hochträchtigen Uteri fand ich zahlreiche Amitosen (Abb. 11) von Zellen, die, eingebettet in die übrige Muskulatur der Ringsmuskellamellen, sich von dieser nur durch ihren Kern unterscheiden, der kleiner, schlanker und dunkler gefärbt ist und auch jene bekannte „Bänderung“ nicht aufweist. Es handelt sich um äquale oder meist inäquale Kernquerdurchschnürungen, denen ein

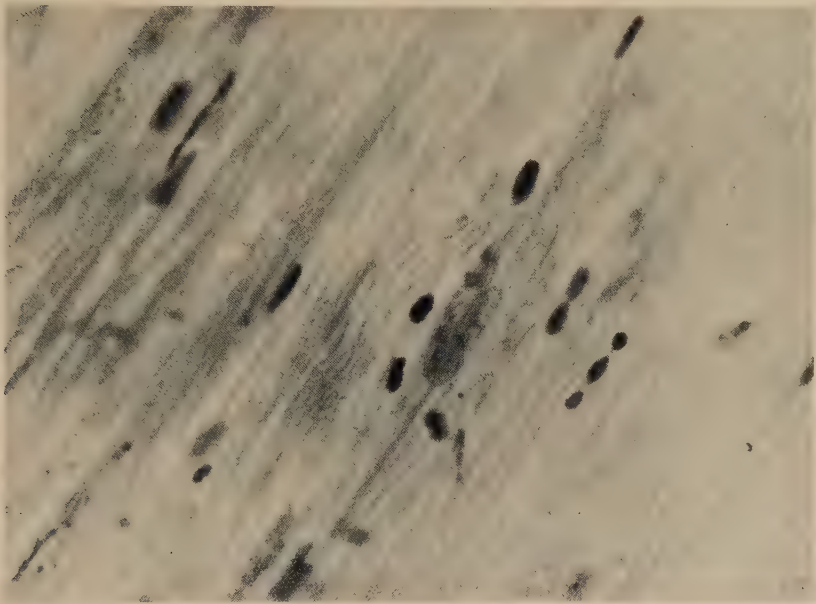


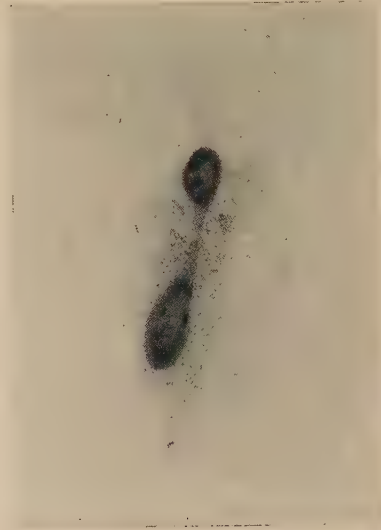
Abb. 11. Direkte Kernteilungen von Zusatzmuskelfasern aus der Ringmuskulatur eines hochträchtigen (M IX) Uterushornes. Flachschnitt. Hansen, 624 \times
Im Zentrum und links oben schwach sichtbare Stammuskelkerne

Abrücken beider Schnürteile voneinander folgt. Daß es sich nicht um korkzieherartig gewundene oder zerfranste Stammuskelkerne handelt, habe ich mich durch Durchmusterung jeder solchen Stelle in die Tiefe überzeugt. Auch spricht die oft sichtbare Tropfenform beider Teilungsstücke und ein fadenartiger Verbindungssteg (Abb. 12) zwischen beiden für eine Durchschnürung. Ob diese Zellen dieselben sind, wie die unter a) beschriebenen oder ob sie eine andersgeartete Provenienz haben, in jedem Falle spreche ich sie als kontraktile Faserzellen an und nenne sie im Unterschied zu Stieve Zusatzmuskelfasern. Dieser Name bewertet ihre Entstehung nach einem ganz bestimmten funktionellen Gesichtspunkt, während die Bezeichnungen Ersatz- oder Ergänzungsmuskeln (Stieve) für sich und durch die Bewertung seitens Lange weniger Zusätzliches als eben Ersetzendes und Ergänzendes meinen und bedeuten. Ihrem Einbau in die übrige Muskulatur gebührt das größte Interesse, da nach dem Bisherigen nur sie die noch fehlende zusätzliche Umfangsvermehrung bewirken können. Weil die vorhandene Muskulatur die radiäre Hornerweiterung nicht vollbringen konnte, war eben diese Neubildung zu fordern — ganz

abgesehen vom Gewichtsverhältnis der nichtträchtigen und trächtigen Uteri auch nach Abzug z. B. der riesig vergrößerten Kotyledonen.

An dieser Stelle sei ein kurzes Wort zu Maßangaben eingefügt. Benninghoff hat im Anschluß an sein Referat in Bonn 1949 den Anatomen zugerufen, das Messen nicht zu vergessen. Je vieltgestaltiger ein Organ ist und je mehr verschiedenartige Funktions-

Abb. 12. In Teilung begriffener Zusatzmuskelfaserkern aus der Ringmuskulatur eines hochträgigen (M IX) Uterushornes. Flachschnitt, Hansen. 1840 ×



abschnitte es besitzt, um so detaillierter müssen dann natürlich auch die Maßangaben sein. Der Rinderuterus ist meines Erachtens ganz neu zu „vermessen“. Die Längenvergrößerung des Corpus uteri um den von mir genannten Betrag (7mal) habe ich nirgends gefunden. Die Umfangsvermehrung des Brutraumes wird z. B. mir völlig unverständlich mit 6mal angegeben. Wenn dieser Wert stimmte, wäre diese funktionelle Betrachtung von der Forderung nach Zusatzmuskeln enthoben (s. auch S. 232). Außerdem wurde die Umfangsvermehrung des Brutraumes von außen über beide Hörner hinweg gemessen, was natürlich zu keiner gültigen Aussage für die lichte Binnenweite des einen Brutraumes führen kann. Ohne die zahlreichen, nicht schwer zu beschaffenden Dissertationen und Literaturstellen mit Maßangaben in ihrem Für und Wider im einzelnen der Kürze wegen diskutieren zu wollen, habe ich mich daher an von mir genommene Maße gehalten, die natürlich auch oft mit bisherigen Angaben übereinstimmen. Für künf-

tige Messungen ist aber zu empfehlen, für die gleiche Beschaffenheit aller Organe zu sorgen, indem möglichst die Zeit des Überlebens sicher abgewartet wird. Der Rest ist jahrelange Mühe, da nicht wenige Maße in über einem Dutzend von Funktionszuständen in großer Zahl mit möglichst genauem Vorbericht aufzunehmen sind, die oft nur präparatorisch gewonnen werden können.

Für die Zusatzmuskeln kommt, wenn die Stammuskeln sich nicht um das Zwölfwache verlängern können, ein Einbau in der Längsrichtung der Ringsmuskelfasern in Frage. So fand ich sie auch geordnet. Daß sie nur Ersatzmuskeln für überbeanspruchte Muskelzellen im Sinne *L a n g e s* sind, ist unwahrscheinlich; denn durch ihre Teilung würden sie jedenfalls mehr ersetzen als verloren ging. Dies kann aber möglicherweise der Weg sein, wie die Zusatzmuskelfasern eingeschaltet werden. Solange allerdings keine Fragmente der zugrundegegangenen Zellen zu beobachten sind, muß an eine Einschaltung *o h n e* Ersatz gedacht werden. Ihre Bildung und Lage außen an den Bündeln und Lamellen weist auch auf die Möglichkeit hin, daß sie sich zwischen die Verankerung der vorhandenen Muskelfasern im Bindegewebe einfügen, sich also gewissermaßen vorschalten. Welche Möglichkeit der Wirklichkeit entspricht, kann ich noch nicht entscheiden. Zwei Bedingungen müssen aber erfüllt sein: Die „Einschaltungen“ müssen im Gleichtakt erfolgen und ohne Verschiebung der Muskelfasern in ihren Exoplasmaröhren ablaufen. Beide Forderungen (nach Gleichzeitigkeit und topographischer Konservativität) sehen wir überall im Körper erfüllt.

Stieve sagt von seinen Ergänzungsmuskeln, daß sich „die Plasmazüge der neugebildeten Muskelzellen dem allgemeinen Netzwerk der Stammzellen anschließen“. Das war nicht funktionell gemeint, ist aber sicher von funktioneller Bedeutung, wenn auch nichts über den Weg der „Schaltung“ dieser Zellen ausgesagt ist. *Stieve* ging es s. Z. um den Nachweis, daß Neubildungen überhaupt vorkommen und in großer Zahl zwingend gefordert werden müssen, weil in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft bei gleichbleibender Wanddicke die Wandoberfläche sehr erheblich wächst. Solche Verhältnisse, die denen des Rinderuterus durchaus entsprechen, zeichnen den Zweck des Wachstums ab. Neben der allgemeinen Kräftigung der Wand für ihre große Aufgabe der Geburt kann es sich vor der Geburt nicht gegen die Umfang-

vermehrung richten, sondern muß dieser angepaßt sein oder sie bewirken helfen.

Da andererseits die Anordnung der Ringsmuskulatur des Rinderuterus der des menschlichen ähnelt, indem die Muskelfasern in zwei Schraubensysteme von außen nach innen und umgekehrt die Uteruswand durchziehen, muß der allgemein gültige Anteil der Arbeit Goerttlers gerade hier, wo es um die Umfangvermehrung geht, berücksichtigt werden.

Zunächst ist mir bei Goerttler nicht klar geworden, wie zwei spiegelbildlich gleiche Muskelfaserschraubensysteme in allen drei möglichen Schnittebenen des Raumes eine gleiche Faseranordnung aufweisen können. Das müßten schon besonders regelmäßig unregelmäßiggebrochene Schraubenlinien sein, die zu solchen Bildern führen, wie sie wiedergegeben werden. Zur Umfangsvermehrung kommend, muß diese nach Goerttler beim menschlichen Uterus ohne Verlängerung der Muskelspiralen oder Muskelschrauben vor sich gehen, und die Spiralabwicklung soll das vollbringen.

Danach wäre die „Auflösung“ einer Spirale am einfachsten möglich, wenn man eines ihrer Enden fixierte und sie entgegen ihrem Krümmungssinn abwickelte. Das wäre bei der Uteruswand gleichbedeutend mit einer Verschiebung (im Sinne einer Torsion) der inneren oder äußeren Oberfläche, die nicht in Frage käme. Deshalb müßten die Oberflächen wachsen, und zwar entweder die innere oder die äußere oder beide. Das kann in den ersten beiden Fällen nicht ohne Torsion oder Faserverlängerung vor sich gehen. Auch Goerttler schließt diese Möglichkeiten aus, wenn auch mit anderer Begründung. Das Wachstum der inneren Oberfläche nämlich würde die äußere spannen, während es beim Wachstum nur der äußeren Oberfläche zur Wandverdickung ohne Lumenerweiterung käme. Die gegebene Möglichkeit bestünde daher allein im gleichzeitigen Wachstum beider Oberflächen. Hierbei gibt es gar kein fixiertes Spiralende mehr, sondern beide Enden verschieben sich nach Goerttler in entgegengesetztem Sinne, obwohl „eine reelle Verschiebung natürlich nicht in Frage kommt“. Hier besteht offenbar ein Widerspruch. Die dazugegebenen Schemata (Abb. 19 bei Goerttler) fordern m. E. unmittelbar die Frage heraus, wie a ohne Torsion zu b werden kann. Gewahrt ist sicher die Spirallänge geblieben. Wenn aber der Radius eines Kreises wächst, fliehen alle Kreispunkte radiär, und zwei ineinandergeschachtelte Kreise, von denen je ein Punkt durch eine Spirale miteinander verbunden ist, müssen sich bei gleichbleibender Spirallänge gegeneinander drehen oder die Spiralen müssen sich verlängern. Schema b wird dazu der Wandverdünnung nicht gerecht, was aber Absicht ist, da vorerst die Erweiterung in der Ebene erklärt werden soll. Allerdings wird später gesagt, daß durch Verminderung der Faserumgänge die Wand dünner wird, und wieder später, daß die Ebene einer Uhrfederspirale bis zur Geburt erhalten bleiben kann bzw. im Fundusgebiet bleibt.

Ein weiteres Schema (Abb. 20 bei Goerttler) ist den von außen einstrahlenden Muskelfasern gewidmet. Für diese Fasern (l und r) wäre ein Längenwachstum unumgänglich, da sie sonst die Erweiterung des äußeren Ringes hemmen würden. Der Legende nach bezieht sich diese Verlängerung nur auf die Strecken l und r . Vom Kreuzungspunkt beider Fasern ab wandbinnenwärts gelten offenbar wieder die vorgenannten Schemata (Abb. 19 bei Goerttler). Es sind l' und r' demnach ihrem Verhalten nach nicht Fortsetzungen von l und r ; denn diese verlängern sich, während jene gleichlang bleiben. Andernfalls müßte man ja auch in der Wand zwei Sorten von Muskelfasern unterscheiden, nämlich solche, die nicht wachsen und solche, die wachsen. Nach Wolf wiederum bilden im zervikalen Bereich l und l' eine Einheit, und l kann fast zur Gänze zu l' werden, indem es in die Wand „schlüpft“, was bisher meines Wissens unwidersprochen geblieben ist.

Es ist nicht einzusehen, wie durch Vermehrung des intermuskulären Bindegewebes eine Abwicklung der Spiralen zwangsläufig erfolgen soll. Wenn es schon so ist, daß die Spiralen von gleicher Länge bleiben sollen und auch Schleimhaut und Serosa nicht gegensinnig Karussell fahren dürfen, dann ist eine Verschiebung beider Spiralenden gleichfalls in-diskutabel. Denn wodurch werden diese freien Enden plötzlich arretiert, wenn die Spirale sich kontrahieren will?

Eine neueste Hypothese für die Umfangsvermehrung des menschlichen Uterus gibt Fumagalli. Danach ist das Myometrium aller Funktionsphasen lamellär gebaut, und eine hypothetische Staffelung der Lamellen soll zum gewünschten Effekt führen. Hierauf komme ich noch zurück.

Soweit durfte und mußte bezüglich der Umfangsvermehrung auf den menschlichen Uterus hinübergeblickt werden. Unabhängig von der Übereinstimmung seiner Erweiterungstheorien mit der Tatsächlichkeit treffen sie für den Rinderuterus zweifellos nicht zu. Die eigenen Auskünfte sind nicht erschöpfend, basieren aber in den erhobenen Befunden, so daß ich mit Stieve sagen möchte, daß ich auf Grund meiner Beobachtungen die dargetane Anschauung vertreten muß. Sie möchten dazu dienen, das Gespräch über dieses Organ wieder in Fluß zu bringen.

B. Die Ringsmuskulatur des Uteruskörpers und am Übergang zum Uterushorn

Das Corpus uteri des Rindes, auf dessen Ringsmuskulatur ich nun zu sprechen komme, ist, wenn man die Cervix ihrer andersgearteten Funktion wegen unberücksichtigt läßt, der einzige zum Brutraum gehörige kurze, verschmolzene Uterusabschnitt der Müllerschen Gänge und als solcher dem Uteruskörper des Menschen vergleichbar. Trotzdem hat er mit diesem funktionell so

gut wie gar nichts zu tun, da er als zervixnaher Brutraumteil nicht die Spezialisierung besitzt, die derselbe Teil beim Menschen erworben hat, wie noch deutlich werden wird. Gemeinsames ist allein im Faserverlauf des nichtschwangeren Corpus festzustellen, dem eine z.T. gleichartige Entwicklung vorausgeht.

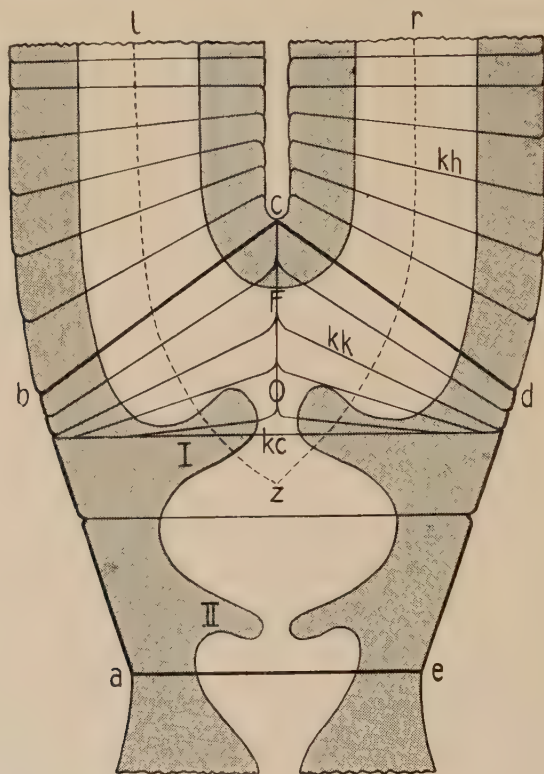


Abb. 13. Schema zum Kerblinienverlauf am Horn und Körper des Kalbsuterus.

a, b, c, d, e gleichseitiges Fünfeck; z Schnittpunkt der „Systemachsen“ (l. u. r.) der Uterushörner; kh Kerblinien am Horn; kk Kerblinien am Körper; kc Kerblinien an der Cervix; F Fundus corporis uteri; O Orificium uteri internum; I Orificiumfalte; II Postorificiumfalte

Es wurde auch beim Corpus uteri des Kalbes der Ringsmuskelfaserverlauf mittels der Kerbung zu eruieren versucht. Die Kerblinien der Hörner liegen nahe der kaudalen Bifurkation nicht mehr fast senkrecht zur Hornlängsachse, sondern ihr in der dorsalen Aufsicht bisher mediolateraler Verlauf erhält eine schräge Richtung von kranio-medial nach kaudolateral. Sie stellen räumlich eine gebogene Zylinderschraube dar (s. auch S. 211). Bedenkt man

aber, daß die Hörner und damit auch ihre Längsachsen zum Zusammenfluß medial einbiegen und ihre parallele Lage fast unvermittelt aufgeben, dann ist die fast senkrechte Lage der Kerblinien zur „Systemachse“ gewahrt und erklärt sich ihre Richtung am Corpus. Zur Veranschaulichung diene die geometrische Figur eines gleichseitigen Fünfecks (Abb. 13), in dessen Mittelpunkt z die Systemachsen l und r sich schneiden. Seine Basis ae und der größte Teil der anliegenden Seiten ab und ed gehören schon zur Cervix, während die Seiten bc und cd die Hörner kaudal etwa begrenzen und zugleich die letzten Kerblinien darstellen, die das Horn umlaufen. Die kaudal folgenden Kerblinien liegen zu den eben genannten zunächst fast parallel und erreichen die Seiten ab und ed noch. Bald aber schließen sie einen kaudal offenen immer stumpferen Winkel ein und erreichen diese Seiten nicht mehr. Bei Kerblinie kc , die diese Seiten dann wieder erreicht, ist der Winkel 180° geworden. Der so entstandene Zwickel begrenzt etwa das Corpus uteri, dessen Längsachse man in üblicher Weise zwischen Orificium uteri int. (O) und Fundus (F) mißt. Sie beträgt beim Kalb um 2 mm. Im übrigen überschreitet das Corpuslumen kaudal die durch den kranialsten Punkt des inneren Muttermundes gedachte Parallele zu kc paramedian rings um den inneren Muttermund deutlich.

Von den gebrochenen Zwickelkerblinien sind nur die geraden Schenkel so mühelos darzustellen, wie die Hornkerben bisher; ihre medianen, winkelig aufeinanderstoßenden Teile sind dagegen nicht ineinander zu überführen. Damit geben die Corpuskerblinien das typische Bild einer Vereinigung der Wände zweier Lumina zur Wand eines Lumens bei nahezu zirkulärer Faseranordnung. Die Ringsmuskelfasern des Corpus uteri verhalten sich so, als ob zwei Lumina vorhanden wären, was auch Goerttler von den radial-arkadenförmigen Propriazügen aussagt und von den Ringsmuskelzügen dazu abbildet. Die dadurch dorso- und ventromedian entstehende Kreuzung der Muskelfasern der linken und rechten Corpushälfte ist beim Fötus im Querschnitt besonders gut nahe dem Fundus erkennbar. Dann aber treten auch, besonders dorsal, Kommissurenfasern auf, die der Längsmuskulatur entstammen. Zwischen ihnen und der Ringsmuskelkreuzung liegt ein bindegewebiges Gefäßnest.

Die Entfernung der Längsmuskulatur ist am Corpus nicht so leicht möglich, wie am Horn. Der Übergang von Längs- und Ringsfasern

ist noch stärker geworden als am Parallelabschnitt der Hörner und vor allem ist das Bindegewebe vermehrt. Bei unachtsamem Abfasern der Längsschicht reißt man die Wandung leicht bis auf die Schleimhaut durch, so daß die Ringsmuskelzüge klaffen. Bei vorsichtigem Vorgehen wiederum bleibt viel Bindegewebe stehen, so daß eine brauchbare Freilegung der Ringsmuskulatur nur annähernd gelingt. Dasselbe gilt später noch vermehrt für die Cervix, wo dann auch, wie beim Körper kranial der Linie *kc*, kaudal von dieser kein schraubiger oder kreisförmiger Verlauf der Kerblinien festzustellen ist. Die Kerbung läßt sich aus diesem Grunde an der Cervix nicht durchführen.

Abschließend ist von der Ringsmuskulatur des Uteruskörpers zu sagen, daß von ihr im wesentlichen dieselben Stadien durchlaufen werden, wie sie beim Horn beschrieben wurden. Die im erwachsenen, nichtträchtigen Zustand 2—3 cm betragende Corpuslänge wächst bis zum Ende der Trächtigkeit auf 15—20 cm, versiebenfacht sich also wie die Hornlänge. Am Umfang konnte ich keine wesentlichen Abweichungen, die trächtige und nichtträchtige Seite betreffend, feststellen, und Umfangsvermehrung und Verlängerung gehen in derselben Weise vor sich wie beim Horn. Das ist bedeutsam, nachdem wir zuletzt durch Goerttler die Verhältnisse beim Menschen kennen, die in einer Richtungsänderung der Muskelfasern des präzervikalen Uterusabschnittes am Ende der Schwangerschaft zum Ausdruck kommen, welche funktionell von überragender Bedeutung ist, wozu S. 406 ff. Näheres ausgeführt wird (s. auch S. 209, 293).

C. Die Ringsmuskulatur der Cervix und das „Cervixgewebe“

Bei der Freilegung der Ringsmuskulatur der Cervix des Kalbes macht das vermehrte Bindegewebe zwischen Längs- und Ringsschicht zu schaffen. Es ist von fast sehnenartiger Konsistenz, was die Festigkeit betrifft, muß aber als lockeres Bindegewebe angesprochen werden, das sich durch ungewöhnliche Dichte auszeichnet. Ein noch festeres Bindegewebe umgibt auch innerhalb der Ringsmuskulatur die Muskelfasern und bildet weiter binnenwärts die dünne *Propria mucosae*. Sein Zusammenhalt verhindert, daß in den letzten Phasen der Freizupfung der Ringsmuskulatur von außen diese bis auf die Schleimhaut durchreißt, wie das in den kranialen Abschnitten öfter geschah. Allerdings gibt es für ähnliche Vorgänge auch hier Stellen, die dafür disponiert sind

und sich zum Teil aus der Richtung des Bindegewebes erklären. Dieses ist nämlich im Stratum vasculosum der Cervix eindeutig längs gerichtet und biegt in der Tiefe nach kranial und kaudal zwischen die Ringsmuskulatur ab. Zupfpräparat und Längsschnitt (Abb. 14) sagen hier dasselbe aus, und besonders in die Querfalten strahlen solche Bindegewebsfaserzüge ein, von denen die Orificium-

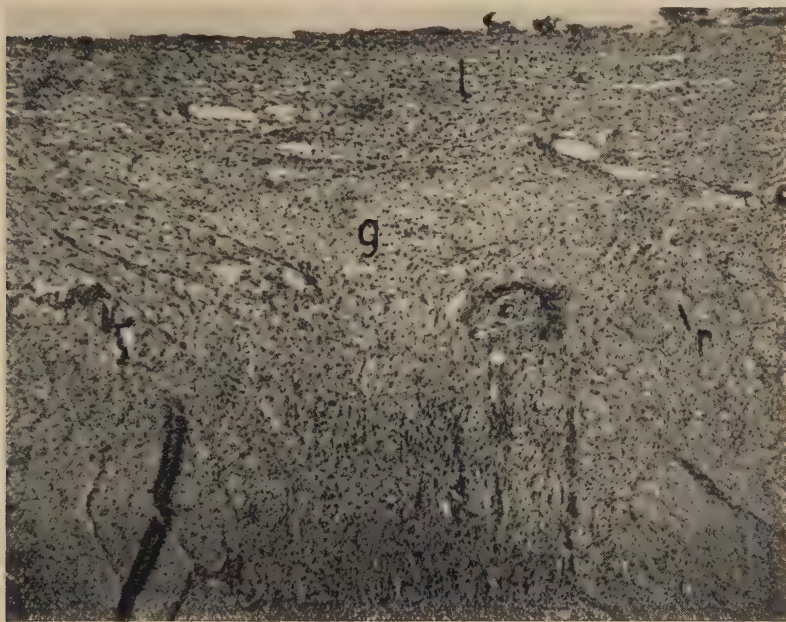


Abb. 14. Längsschnitt durch die Cervixwand des Kalbes in Höhe der Basis der Präportiofalte.
Hansen. 70 ×

l Längsmuskulatur, von welcher besonders deutlich im Bilde links des Gefäßnestes (g) Züge gegen das Zentrum der Faltenbasis strahlen. r Ringsmuskulatur

und die Portiofalte wiederum besonders deutlich diese Faserzüge zeigen, die von ihrer Basis (Abb. 14) gegen den freien Faltenrand (Abb. 16) laufen. Längs dieser zentral die Querfalten durchziehenden Bindegewebsstraßen reißt nun vor allem die Orificiumfalte leicht ein, und da die Richtung der kollagenen Faserbündel bis unter das Epithel die gleiche bleibt, geht der Riß bei genügendem Schwung auch durch die Schleimhaut. Der Längsschnitt zeigt dazu, wie schon beim Kalbe die Ringsmuskulatur gebündelt wird und eine Auflockerung vortäuscht, die am Horn erst bei der Färsen ein ähnliches Ausmaß erreicht.

Am schließlich freigelegten Ringsmuskelrohr sind Querrillen zu erkennen (s. auch Kieschke), die von außen die Lage der Querfalten anzeigen (Abb. 3; R). Deren exakte Form ist darauf nicht abzulesen, wie ich anfangs glaubte, als ich kreisförmige und halbkreisförmige Rillen sich herausbilden sah. Doch kann man z. B. bei einer halbkreisförmigen Rille, die dorsal liegt, sagen, daß die zu ihr gehörige Querfalte dorsal am höchsten ist, gleichgültig ob sie den Canalis cervicis kreis-, sichel- oder schraubenförmig umläuft. Diese Rillen haben aber nicht nur die wenig besagende Bedeutung, die Lage der Falten zu markieren, sondern sie weisen einmal auf das Zustandekommen der Querfalten nach Art einer Invagination der Ringmuskulatur hin, um als in das Lumen ragende Prominenzen den Cervixschluß mit zu bewirken. Zum andern stellen sie durch eben diese Invagination Reservefalten des Ringsmuskelrohres hinsichtlich seiner Verlängerung dar und zeichnen die Möglichkeit ihrer Abflachung und Wiedereinbeziehung in die Ebene der übrigen Ringsmuskulatur vor.

Welcher Art ist nun diese Ringsmuskulatur? Eine Kerbung bleibt an ihr, wie erwähnt, erfolglos. Sie läßt sich jedoch in ziemlich großen Stücken schichtweise abziehen und abreißen, wobei die Zug- und Reißrichtung stets etwa senkrecht zur Längsachse liegt. Daraus ist eine quer zur Cervixachse angeordnete Verlaufsrichtung zu schließen. Der Cervixlängsschnitt bestätigt eine solche Ringsanordnung, indem alle Muskelfasern quer getroffen sind. Im Cervixflachschnitt wie im Querschnitt sieht man die Muskelfasern sich in äußerst spitzen Winkeln kreuzen, ergeben also den Eindruck zweier Schraubensysteme, die von außen nach innen und umgekehrt und in beiderlei Windungssinn das Lumen umlaufen. Das dadurch gebildete Maschengitter ist schon im fötalen Stadium zu erkennen. Unterscheidet man auch hier solche Maschen, die von Muskelfasern gebildet werden (Muskelmaschen) von solchen, die das Bindegewebe bildet (kollagene Maschen), dann sind die Muskelmaschen hier als Muskelfasermaschen (Abb. 15) zu benennen, denen gegenüber diejenigen an Horn und Körper Muskelbündelmaschen darstellen. Sie sind nur in jenen beiden Schnittebenen zu erwarten und auch sichtbar, in denen Cervixflach- und Cervixquerschnitte liegen. Alleine der Cervixlängsschnitt zeigt kollagene Maschen — damit auch auf eine Muskelfaserbündelung hinweisend. Am Cervixquerschnitt zeigen die Muskelfasern zuweilen spiralige Anordnung, da sie in einer Ebene bis über halbe Runden verfolgt werden können. Einmal konnte ich auch einen Verlauf feststellen, der dem von Goerttler in seinem Schema Abb. 3a dargestellten ähnlich war, indem

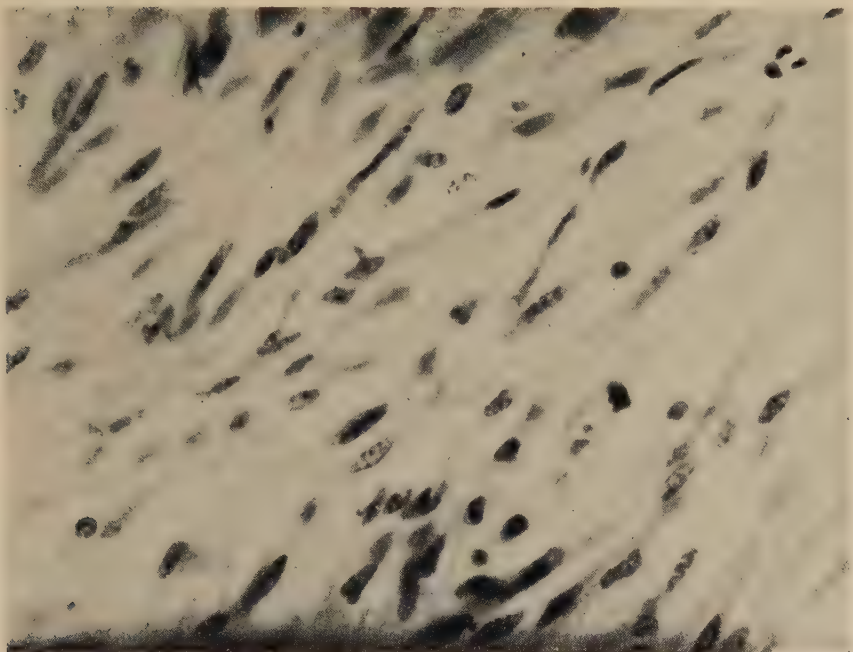


Abb. 15. Muskelfasern mit 2 sich kreuzenden Hauptstreichrichtungen aus einer Querfalte einer fötalen (M VII) Cervix. H.-E. 624×

Muskelfaserzüge nach einer Strecke annähernd zirkulären Verlaufs spiralgig in einen äußeren Ringsfaserzug übergingen. Aber auch eine Fischgrätmusterung konnte öfter beobachtet werden, was im Cervixquerschnitt bedeutet, daß zwei Schraubenlinien oder Anteile von solchen das Lumen umlaufen. Ganz innen strahlen auch Muskelfaserzüge in die *Propria mucosae* der Basis der Längsfalten ein und können dort sogar eine Strecke längs verlaufen, was ich jedoch nur an trächtigen Uteri sah.

Es muß nun hier mit Rücksicht auf spätere Erhebungen besonders betont werden, daß die Spiral- bzw. Schraubentendenz von Muskelfaserzügen im Cervixquerschnitt zwar eindeutig ist, keine Rede aber davon sein kann, daß solche auf kürzerem beobachtbarem Weg die gesamte Wand von innen nach außen oder umgekehrt durchziehen bzw. daß eine Richtung an bestimmten Stellen überwiegt.

Beim Kalbe wie bei der Färse und am trächtig gewesenen Uterus verhält sich die Cervixringmuskulatur nun funktionell wie ein echter Kreismuskel. Schneidet man nämlich aus der Cervix eines

frischtoten Tieres eine Querscheibe heraus, dann antwortet die Scheibe auf den Schnittreiz mit konzentrischer Zusammenziehung, und sie verformt sich zu einer Doppelpyramide bzw. zu einer Walze mit zwei zugespitzten Enden und dicker Mitte. Das Lumen wird dabei radial verengt und axial verlängert, bis die Schleimhaut an den Enden herausquillt. Diese Verhältnisse bestehen an der gesamten Cervix. Wenn man auch aus solch herausgeschnittenen Scheiben nicht auf das ganze Organ schließen darf, so läßt diese Beobachtung doch gewisse Schlüsse zu. Jede Annahme einer aktiven Rolle einer das Lumen etwa senkrecht zur Längsachse umlaufenden Ringsmuskulatur bei der Lumenerweiterung der Cervix ist entgegen Sauter hinfällig, wenn sie sich nicht, wie z. T. beim Menschen, in die Längsrichtung verlagert oder anderen Verformungen ausgesetzt ist. Sie muß im Gegenteil erschlaffen. Dann erst sind Brunst- und Geburtserweiterung möglich.

Hierbei stößt man unumgänglich auf das funktionelle Zentralproblem der Cervix, das in dem wechselseitigen Verhalten von Ringsmuskulatur und dem sie umgebenden Bindegewebe mit seinem ungewöhnlichen Reichtum kollagenen Materials beschlossen liegt. Eine Kontraktion erlaubt dieses Gewebe ohne weiteres, wie die herausgeschnittene Cervixscheibe eines weder brünstigen noch gebärenden Organes beweist. Es wird natürlich auch die rückläufige Bewegung bis zum Ausgangspunkt derselben gestatten. Eine weitere Verlängerung aber ist von diesem undehnbaren und zugfesten Material als solchem nicht zu erwarten. Zwei Möglichkeiten bleiben jedoch offen: die spezifische Anordnung des Materials und seine Umwandlung.

Da die Brunsterweiterung der Cervix an der bisher beschriebenen Konstruktion der Ringsmuskulatur ablaufen muß, soll sie hier erörtert werden. Obwohl ich keine Cervix eines Tieres mit dem Vorbericht erhalten konnte, daß es zur Zeit der Schlachtung gerade brünstig war als auch bisher weder die Längsmuskulatur beschrieben noch der Gefäßverlauf untersucht wurde, ist diese Frage auf Grund der vorhandenen Daten diskutierbar. Denn, um es zu wiederholen: Es geht um die Umfangsvermehrung eines Rohres, dessen Ringsmuskelwand von einem Bindegewebspanzer umgeben und unterteilt wird. Wenn dieser Panzer nicht auf irgendeine Weise nachgibt, ist eine Lumenerweiterung nicht möglich, nachdem eine gewaltsame Dehnung mit Dilatatoren wie überhaupt jede vom Lumen aus wirkende dehnende Kraft bei der

Brunsterweiterung unberücksichtigt zu lassen ist. Aber auch andere wirksame Kräfte, wie z. B. Zug von außen durch die Längsmuskulatur oder Einwirkung seitens der gefüllten Gefäße im Sinne von Wille und Freerksen, sind völlig nebensächlich, wenn das Cervixgewebe nicht nachgibt — es sei denn, daß diese Kräfte selbst eventuell Ursache dafür sind, dieses Gewebe bereit zu machen, um danach dann auch zum Erfolg der Lumenerweiterung zu führen. Die Bereitschaft der Cervix zur Eröffnung, ihr „schon“ und „ob schon“, darauf konzentriert sich in der Geburtshilfe des Rindes das ärztliche Interesse. Diese Bereitschaft gilt in der Brunst vornehmlich für das „Cervixgewebe“, über das einige Ausführungen zu machen sind, ehe die in seiner Anordnung eventuell beschlossen liegenden Möglichkeiten für eine Lumenerweiterung übersehen werden können.

Unter „Cervixgewebe“ verstehe ich mit de Snoo, von welchem ich den Ausdruck übernehme, die dem Cervixepithel unmittelbar folgende bindegewebige *Propria mucosae* und das von dieser zwischen die Ringmuskulatur sich fortsetzende Bindegewebe. Seine hervorstechendsten Eigenschaften sind in Übereinstimmung mit de Snoo großer Zell- und Faserreichtum (Abb. 16), der für die der Cervix oft zugeschriebene „Knorpelhärte“ verantwortlich ist. Sein besonderes färberisches Verhalten, das nach de Snoo typisch ist, kann ich nur bedingt bestätigen. De Snoo fand, daß bei Anwendung der van Gieson-Färbung das Cervixgewebe nicht jenes leuchtende Rot zeigt, das sonst hierbei von Kollagenfasern angenommen wird. Ein Vergleich schon mit dem Stratum vasculum zeige regelmäßig den Unterschied, obwohl die van Gieson-Methode bekanntlich nicht gleichmäßig arbeitet. Meine Färbungen nach derselben Methode und nach ihrer Modifikation durch Hansen wie auch mit Pikrinsäure-Thiazinrot oder Erythrosin-Safran ergaben oft ähnliche Ergebnisse, aber nicht konstant. Zutreffenden Falles zeigt das Cervixgewebe einen Stich in denjenigen Farbton, mit dem sich die glatte Muskulatur färbt, also bei Pikrinsäuregemischen geht das Rot ins Gelbliche, Gelblich-bräunliche über, während das Goldgelb, mit dem sich das Bindegewebe sonst bei der Safranfärbung tingiert, ins Okkerfarbene wechselt. Daß es sich hierbei um die elektive Färbung einer Substratvariation handelt, ist auch nach meinen Befunden zwar nicht von der Hand zu weisen — die funktionellen Daten sind hiermit in Einklang zu bringen —, aber zu erwägen ist auch die Annahme, daß angesichts der vorhandenen Gewebsdichte eine Überlagerung der Farben vorliegt. Heinonen und Trautmann z. B. sprechen von einer geringeren Gelbfärbung der Muskulatur bei schwangeren Schweineuteri, was eventuell von einer Überdeckung des gelben Sarkoplasmas durch das fuchsinophile Bindegewebe herrühren kann. Färbungen von Schnitten derselben Präparate nach Hansen und getrennt nur mit Pikrinsäure und nur mit Fuchsin zeigten z. B. im letzt-

genannten Fall eine übliche kräftige Rotfärbung des Kollagengewebes. Legt man den nur mit Pikrinsäure gefärbten Schnitt über den nur mit Fuchsin gefärbten, dann entsteht derselbe Farbton, wie ihn die Kombinationsfärbung mit beiden Lösungen zeigt, welche ja bei der van Gieson- bzw. der Hansenschen Färbung vorliegt. Aus diesem Grunde mit habe ich ständig sowohl nach Hansen als auch mit Safran gefärbt, da beide Färbungen eine recht genaue Umkehrung voneinander darstellen und auch in verschiedenen Schnittebenen verschiedenes leisten. Bei einem Flachschnitt durch die Ringmuskulatur z. B. ist ein Pikrinsäuregemisch angebracht, da das Erythrosinrot der Muskulatur das Safrangelb des Bindegewebes ersticken würde. Bei wenig Muskulatur leuchten umgekehrt bei der Safranfärbung die roten Muskelfaserinseln durch das gelbe Bindegewebe hindurch, während bei Hansen-Färbung das fuchsinrote überwiegende Bindegewebe sie unter Umständen verdecken würde. Doch bringt das in der Frage des Cervixgewebes keine Entscheidung, die endgültig wohl auch nicht rein morphologisch zu treffen ist. Auffallend ist die gemeinsame und gleichartige Reaktion dieses Gewebes mit dem breiten Beckenband, die nervös-hormonal bedingt ist und im Bereich des Bindegewebes über die bekannte Selbstspannung (Benninghoff) hinaus an deren Regulierung nach Art eines Tonus denken läßt. Das war jedenfalls gemeint, als von einer Umwandlung des undehnbaren Materials gesprochen wurde und was de Snoo die biologisch-kolloidchemische Natur dieses Gewebes nennt und für die Änderung seiner physikalischen Eigenschaften verantwortlich macht. Selbst an männlichen Tieren ist ein Einfallen der breiten Beckenbänder nach Hormongaben beobachtet worden (Koch und Mohr). Gibt es für diesen Vergleich von Cervixgewebe und Beckenbandgewebe architektonische Parallelen?

Für das breite Beckenband des Rindes hat diesbezüglich Servatius eine m. E. heute noch gültige Vorarbeit geleistet. Danach gehen die normal parallelgewellten und gebündelten kollagenen Fasern unter dem nervös-hormonalen Einfluß der Geburt ihrer Wellung und Bündelung verlustig, was ihrer Verlängerung um ein Viertel bis ein Drittel gleichkommt. Einer durch Hyperämie bedingten Hydratisation des Gewebes spricht Servatius dabei keine Bedeutung zu. Mit dieser Anordnung ist das Cervixgewebe durchaus vergleichbar. An sehr dünnen Schnitten (Abb. 16 und 17), die vornehmlich wegen des Färbefeffektes angefertigt wurden, sieht man die kollagenen Fasern, wie sie auch hier genannt werden sollen, ebenfalls gewellt verlaufen. Ihre Parallelität macht zuweilen einer Art Maschenbildung Platz, da zahllose Bindegewebszellen zu umlaufen sind.

Über den Verlauf der kollagenen Fasern dieses Bindegewebskontinuums außerhalb, zwischen und innerhalb der Ringmuskulatur ist folgendes auszusagen. Wie erwähnt, ist das Bindegewebe der Vasculosa längsgerichtet und senkt sich, von kranial und kaudal kommend, zwischen die Ringmuskulatur, diese schräg durchsetzend. Beide von kranial und kaudal kommenden Anteile

kreuzen sich beim Durchteilen der Ringsmuskulatur etwa rechtwinkelig, wodurch im Längsschnitt Maschen, körperlich aber zirkuläre Röhren entstehen, in denen abgeteilte Ringsmuskelbündel liegen. Es ist dies ein Verhalten, wie es bei jedem Ringsmuskel



Abb. 16. Cervixgewebe am freien Rand einer Querfalte einer nichtträchtigen Rindercervix.
Hansen. 26 ×

und dem ihn durchwirkenden Bindegewebe der Fall ist, nur ist die bindegewebige Rohrwandung — und deshalb wurde es eingehender geschildert — von besonderer Dichte schon beim Kalbe und weist jene ungewöhnliche Anhäufung kollagener Fasern auf.

Deren Verlaufsrichtung ist, wie man es der zugfesten Faserichtung beim Freilegen der Ringsmuskulatur entnehmen kann, quer zu den Ringsmuskelbündeln angeordnet. Sie würden daher einer Muskelfaserverlängerung keinen Widerstand entgegensetzen. Es sind aber auch nicht wenige Bindegewebsfasern, die parallel zur Ringsmuskulatur verlaufen. Diese wenn auch schwä-

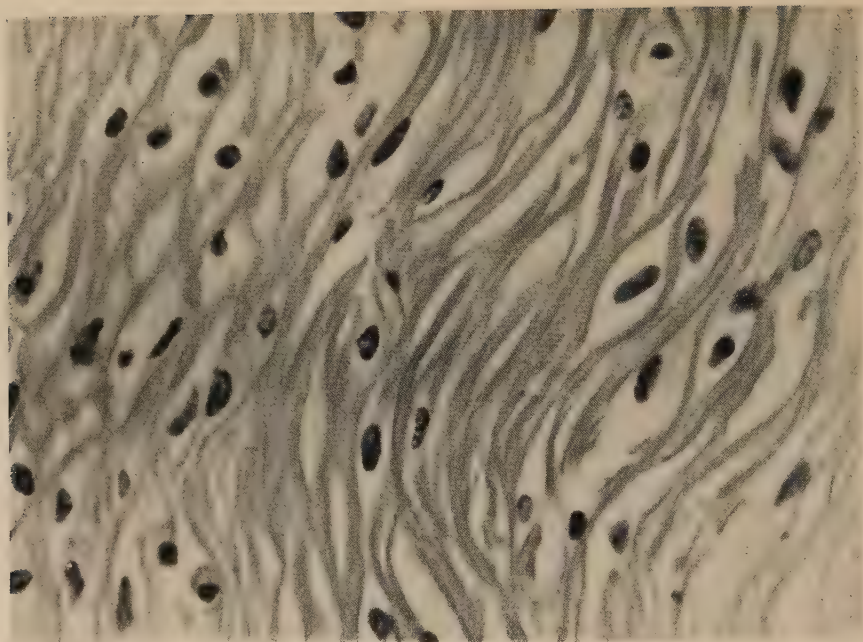


Abb. 17. Vergrößerung eines Ausschnittes von Abb. 16. 508×

cheren Züge gestatten eine dehnungslose radiäre Lumenerweiterung nur im Rahmen der Streckung ihrer Wellung und ihrer mehr oder weniger deutlichen Maschen. Jede weitere Verlängerung ist nur durch Dehnung möglich, die von einem zugfesten Material die ungewöhnliche Umstellung oder Umwandlung in ein dehnungsfähiges Substrat verlangt, wie sie beim breiten Beckenband vorliegen dürfte. Dieselben Verhältnisse liegen in der *Propria mucosae* vor. Auch dort finden sich Züge, die parallel und quer zur Cervixlängsachse angeordnet sind. Die queren, zirkulären Fasern sind es auch hier, die mit den Fasern des breiten Beckenbandes zu vergleichen sind. Wenn das „Einsinken“ dieses Bandes nach Servatius „die Folge einer auf nervöse Einflüsse zurückzuführenden Verlängerung der Sehnenfasern und einer Lockerung der Struktur des Gewebes dieser Bänder ist“, dann mag dasselbe auch für die Cervixfasern gelten. Funktionell-anatomisch muß man nur unterscheiden zwischen den nervös-hormonalen Voraussetzungen und den Kräften, die das vorbereitete Gewebe beanspruchen. Zweifellos spielt bei der Brunsterweiterung des Cervixlumens die zu dieser Zeit vorhandene Gefäßfüllung eine Rolle, doch glaube

ich nicht, daß man diesbezüglich Freerksens Angaben über dichtparenchymatöse Organe (Leber, Nieren usw.) und engröhrige Kanäle (Harnröhre und auch Kaninchenuterus) ohne weiteres auf die Rindercervix übertragen kann. Da die Brunsterweiterung nicht durch lumenseitige Dehnung zustande kommt, müssen die erweiternden Kräfte zwar in der Cervixwand liegen. Neben den Gefäßen kommt hier aber noch die Längsmuskulatur in Frage, die ja bei der Erektion des Uterus überhaupt eine Rolle spielt. Unter Erektion versteht man nach Servatius eine Art schwache Dauerkontraktion des ganzen Organes. Wenn diese von einer Lumenerweiterung begleitet sein soll, darf die Ringsmuskulatur eine Kontraktion natürlich nicht mitmachen. Die Längsmuskulatur aber, und das muß hier vorausgenommen werden, strahlt mit Anteilen, die von kranial und kaudal kommen, schräg von außen nach innen gegen die äußere Oberfläche der Ringsmuskulatur und setzt sich dann in das beschriebene Bindegewebe fort, das, die Ringsmuskulatur durchsetzend und bündelnd, in der Propria mucosae endet. Es ist ganz natürlich, daß durch eine Längsmuskelkontraktion ein radiärer, lumenerweiternder Zug am gelockerten Cervixgewebe und an der von ihm umhüllten schlaffen Ringsmuskulatur entsteht. Die verhältnismäßig geringe Brunsterweiterung, bei der die Querfalten stets erhalten bleiben, ist auf diese Weise möglich und wahrscheinlich, und sie ist sowohl ein architektonischer, die Anordnung des Materials betreffender Vorgang, als auch Sache der Substratumwandlung, wie das z. B. Friemann auch für das Schwein betont. Zur endgültigen Klärung dieser Vorgänge sind allerdings eine Reihe verschiedenster Untersuchungen — auch experimenteller Art — an geeigneten Objekten, und das sind Präparate brünstiger Tiere, nötig; denn es kann auch die Materialanordnung und -verschiebung in der Weise eine Rolle spielen, wie sie aus den folgenden Angaben über die geburtsnahe Cervix und damit zur Geburtserweiterung des Halskanals ersichtlich wird.

Bisher konnten von der Cervixringsmuskulatur des Kalbes, der Färse und der trächtig gewesenen Kuh auf Grund präparatorischer und histologischer Erhebungen außer graduellen Abweichungen keine Unterschiede verzeichnet werden, und die Cervix eines schwangeren Uterus macht hierin lange Zeit — bis zur Hochträchtigkeit — keine Ausnahme. An denjenigen Cervices jedoch, die von Uteri stammten, welche wenige Tage bis 2—3 Wochen

vor der Geburt standen, waren wesentliche Veränderungen festzustellen. Entgegen der etwa kontinuierlichen Zunahme des Cervixgewichtes bis um den zehnfachen Betrag des nichtträchtigen Zustandes und einer ebensolchen Verlängerung um etwa das Doppelte, was sich nur durch Vermehrung aller Gewebsanteile einschließlich des Cervixschleimes erklären läßt, erfolgt die Umfangsvermehrung entgegen Kahr's um diesen Zeitpunkt ziemlich unvermittelt und beträgt mit etwa 20 cm Umfang über das Dreifache des Bisherigen. Dieses Maß ist vom Makroquerschnitt der Ringsmuskulatur abgenommen, jenem Schnitt, der zugleich erstmalig Neues zeigt. Die Ringsmuskulatur ist nämlich lamellenförmig gegliedert.

An den vier Cervices dieser Funktionsphase, die ich alleine erhalten konnte, geschah diese Aufspaltung jedoch nicht einheitlich, sondern je zwei Cervices stellten einen mit den anderen beiden nicht ohne weiteres in Einklang zu bringenden Aufspaltungstypus der Ringsmuskulatur dar. Ihrer Beschreibung ist vorauszuschicken, daß es sich in allen vier Fällen um Präparate von Tieren handelt, die mindestens das zweite Mal trächtig waren. In Betracht der beschriebenen Formveränderungen der Cervixquerfalten als Folge ihrer Beanspruchung liegt der Gedanke nahe, daß auch hier Funktionszustände vorliegen. Nur in weiteren Untersuchungen an Uteri von Erstträchtigen kann m. E. dieser Frage nähergetreten werden. Daß sich eine derartige Aufgliederung jedoch überhaupt zu erkennen gibt, ist neu und läßt den Cervix-Schließmuskel, wie die zervikale Ringsmuskulatur auch genannt wird, in völlig neuem Lichte erscheinen.

Bei der nun folgenden Beschreibung der Lamellierung der Cervixringsmuskulatur seien jene beiden Cervices vorangestellt, die mangels Vorbericht auf Grund ihres größeren Umfanges und entsprechend größeren Durchmessers als die kürzer vor der Geburt stehenden anzusprechen sind. Sie alleine erlauben eine wenn auch komplizierte Erklärung des Eröffnungsmechanismus der Cervix vom Standpunkt ihrer Ringsmuskulatur. Die Abb. 18 und 19, die eine jener beiden geburtsnahen Cervices im Makroquerschnitt darstellen, zeigen deutlich die Art der Aufgliederung der Ringsmuskulatur. Bei Abb. 18 ventral noch einen kompakten Eindruck machend, zeichnet sich lateral und laterodorsal fortschreitend eine nahezu oberflächenparallele Lamellierung mit in die Vasculosa strahlenden Außenenden der Lamellen ab. Abb. 19 läßt diese Verhältnisse etwas gewaltsam verdeutlicht erkennen. Aus einem anderen Makroquerschnitt, der nicht wie hier dorsomedian eine schräg längsgestellte Querfalte (Abb. 18 und 19a) trifft, ist Abb. 20 entnommen.



Abb. 18. Cervixquerschnittfläche einer wenige Tage vor der Geburt stehenden Kuh. Etwa natürliche Größe
a längsgestellt erscheinende Querfalte

Sie beweist, daß die von beiden Seiten nach dorsal strebenden Außenenden der seitlichen Lamellen sich dorsomedian fortsetzen und eine vermittelnde Stellung zwischen beiden seitlichen Lamellen einnehmen. Diesen drei Abbildungen zufolge ergibt sich eine ventral kaum in Erscheinung tretende Lamellierung, die seitlich und dorsal jedoch klar ausgeprägt ist. Das legt den mit der Eröffnung (radiären Lumen-erweiterung und Dorsalverlagerung der Cervixlängsachse gemäß Abb. 38) konform gehenden Schluß nahe, daß die Lamellierung von dorsal über lateral nach ventral fortschreitet, wie sogleich näher ausgeführt wird. Betrachtet man nur die lateralen und dorsolateralen Lamellen, dann liegt ihr Vergleich mit einer kulissenartigen Staffellung nach Art von Kohlblättern nahe. Bei der radiären Halskanallumenerweiterung kann es dann nicht anders sein, als daß die Lamellen sich wie Rundkulissen auseinander schieben, nicht unähnlich auch dem Prinzip einer Irisblende, wie es in dem Schema Abb. 24 dargestellt ist. Da Goerttler eine derartige Lamellierung des menschlichen Myometriums nicht be-



Abb. 19. Wie Abb. 18. Cervixschleim entfernt. Ein Teil der ventrolateralen Ringsmuskulatur ist herausgeschnitten

schreibt, kann Schröders Vergleich der Spiralabwicklung Goerttlers mit der Mechanik einer Irisblende nur bedeuten, daß auch Schröder wie Goerttler und Wolf eine intramurale Längsverschiebung von gleich lang bleibenden Muskelfaserschrauben annimmt.

Nun hat dieses Schema, wie ausdrücklich festgestellt sei, noch weitgehend hypothetischen Charakter. Für die Verhältnisse der ventralen Peripherie lassen die Präparate keine beweisenden Aussagen zu. Der Richtungsgegensatz beider Seiten ist jedoch zu beseitigen, wenn nur die dorsomedianen Lamellen betrachtet werden. Diese durchziehen die Ringsmuskulatur auf verhältnismäßig kurzem Wege von innen nach außen und sind überdies in sich gebrochen, indem sie zunächst von innen nach linkslateral ziehen und dann in ihrer Mitte nach rechtslateral umknicken (Abb. 21b). Wenn sie sich auseinanderschieben, kann von vornherein nicht gesagt werden, welche dieser beiden Richtungen zur endgültigen wird. Angenommen, es ist dieses jene Richtung, in der ihre schleimhautnahen Teile bereits liegen. Dann bilden sie

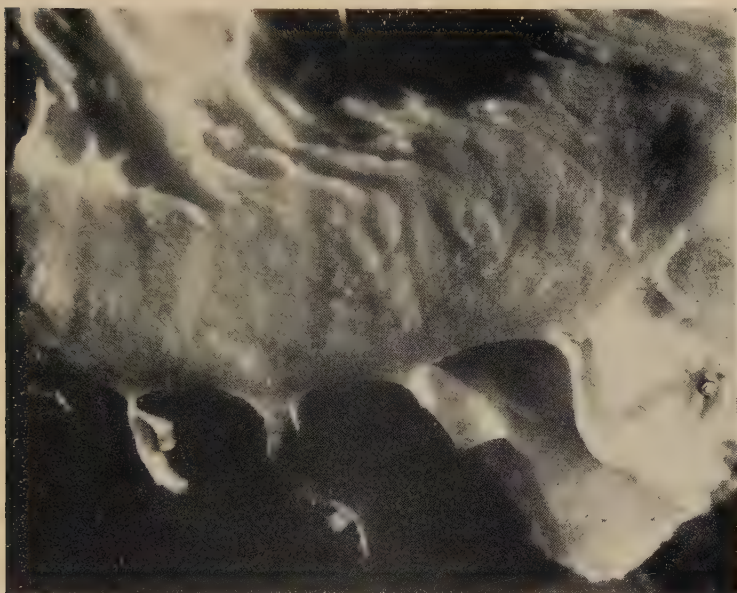


Abb. 20. Dorsomedianes Querschnittsstück aus der Cervixringsmuskulatur eines hochträchtigen Rinderuterus zur Darstellung der angedeuteten Lamellierung (s. Abb. 21b). 2x

eine direkte Fortführung der Stellung der rechtsseitigen Kulissen (c). Die linksseitigen (a) dagegen müssen entweder ebenfalls in diese Richtung umbiegen, oder aber sie folgen einem anderen Modus der Verschiebung, der bisher noch nicht angedeutet wurde. Stellen die außenwärtigen Anteile der dorsomedianen Lamellen die endgültige Richtung dar, dann gilt für die rechtslateralen Lamellen dasselbe sinngemäß.

Es war gesagt worden, daß die Abb. 19 die Lamellen etwas gewaltsam verdeutlicht zeigt. Zu ihrer Darstellung wurde so vorgegangen, daß den besonders deutlichen Außenenden der Lamellen lumenwärts gefolgt und ohne Rücksichtnahme auf durchaus vorhandene stärkere Züge eine Isolierung der abgebildeten Lamellen vorgenommen wurde. Die hierbei zerrissenen stärkeren Züge sind jedoch bedeutsam. Es ist nämlich die Ringsmuskulatur nicht in derartig wenige, großflächige und weite Teile des Lumenumfanges umlaufende Lamellen gespalten, wie es die Außenenden und die Abbildungen 18 und 19 andeuten, sondern die Anzahl der Lamellen ist eine unübersehbare. Und die zahlreichen kleinen Lamellen sind miteinander auf verschiedene Weise verbunden. Die Verbindung geschieht zu einem Teil durch lockere und zarteste Bindegewebsfasern. Diese stellen das aufgelockerte intermuskuläre Cervixgewebe dar und sind, obwohl in

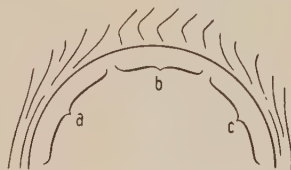


Abb. 21. Schematische Kombination der oberen Hälfte der Abb. 18 u. 19 mit der Abb. 20

ihrer Richtung nur undeutlich auszumachen, weil sie durch Bindegewebshäutchen maskierte Kollagenfasern darstellen, etwa den neutralen Fasern bzw. den Aufhängefasern im Sinne von Feneis zu vergleichen. Zum anderen Teil aber werden die Ringsmuskellamellen der Cervix durch stärkere Muskelbündel verbunden, die ich sowohl in der neutralen Richtung als auch in der dieser entgegengesetzten Richtung verlaufen sah.

Da ich noch nicht in der Lage bin, diese Verhältnisse aus wiederholt angeführten Gründen als „normal“ anzusprechen, ist die Deutung vor allem der letztgenannten Muskelbündelrichtung verfrüht. Die genaue Durchkonstruktion eines lamellären Verschiebungsmechanismus, der auch dieser Bündelrichtung gerecht wird, ist theoretisch möglich. Da eine solche aber nur anatomischen Wert hat, wenn sie das gültige Schema eines bis in Einzelheiten belegbaren normalen Verhaltens darstellt, was auf Grund der vier mir zur Verfügung gestandenen Cervices noch nicht möglich ist, muß sie weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Hier soll nur das Problem aufgezeigt werden. Der von Fumagalli für den gesamten menschlichen Uterus vertretenen Meinung einer ähnlichen Lamellenverschiebung kann gemäß des von ihm gegebenen Schemas (Abb. 27) nicht zugestimmt werden, da abgesehen von der Nichtübereinstimmung der Anzahl der Lamellen im lumenengen (a) und lumenweiten (b) Stadium das interlamelläre Gewebe unberücksichtigt gelassen ist.

Im Zuge der Aufzeigung der Probleme der radiären Erweiterung des zervikalen Ringsmuskelrohres ist jedoch das Eingehen auf die Substrate der Cervixwandung an sich und ihrer Beziehungen zueinander erforderlich, wenn hierbei auch ihr konstruktiver Einbau nicht außer Betracht bleiben kann. Wie vom Cervixgewebe nicht abgesehen werden konnte, so müssen auch die Vasculosa, die Muskulatur und die Schleimhautfalten als spezifische Substrate betrachtet werden.

a) *Die Vasculosa.* Im Anschluß an die sicher vonstatten gehende kulissenartige Auseinanderschiebung der Ringsmuskellamellen und ihrer gleichzeitigen radiären Bewegung nach außen, die zur radiären Lumenerweiterung und zugleich vergrößerten Oberfläche mit Wandverdünnung der Cervix führt, ist angesichts der in die Vasculosa strahlenden Außenenden der oberflächlichsten Lamellen zu fordern, daß die unmittelbar der Ringsmuskulatur benachbarten Vasculosaanteile in die Ringsmuskulatur mit einbezogen werden. Diese Teile sind als bindegewebige Fortsetzung der Lamellenaußenenden aufzufassen und schließen bei der radiären Erweiterung des Ringsmuskelrohres eng auf die Ringsmuskulatur auf. Sie werden dabei zusammengepreßt, was ich durchaus für möglich halte. Die unterschiedliche Meinung Goerttlers und

Stievers betreffs der Dehnungsfähigkeit der *Propria mucosae cervicis* des Menschen bzw. des dort die Ringsmuskulatur im Laufe der Schwangerschaft ersetzenden Bindegewebes hat hiermit nichts zu tun. Beim Rinde treten die breiten Mutterbänder lateral an die Cervix. Ihre beiden Gekröseplatten müssen bei der radiären Halskanalerweiterung auseinandertreten, um die vergrößerte Oberfläche bedecken zu können (s. a. Abb. 38 und später S. 304). Das Parametrium liefert hierbei dasjenige Material für die Vasculosa, dessen diese trotz Verdrängung und Zusammenpressung mehr bedarf. Dadurch kommt trotz Undehnbarkeit des Materials derselbe Effekt zustande, den ein Gummischwamm zeigt, in den zentral ein Loch gestanzt wurde und den man vom Zentrum her aufdehnt.

b) *Die Muskulatur.* Die Betrachtung der Ringsmuskulatur unabhängig von ihrer lamellären Umordnung gegen Ende der Schwangerschaft läßt eine weitere Möglichkeit ihrer Erweiterung erkennen.

Wenn Lange das Maß der Hypertrophie der glatten Muskulatur mit 8—9mal der Ausgangslänge angibt, ist noch nicht erwiesen, ob es sich bei jeder Tierart und jedem glattmuskulösen Organ so verhält. Lange macht diese Einschränkung selbst. Dieses aber angenommen, fehlt seit je bei der durch Hypertrophie erreichbaren Faserverlängerung die Unterteilung in Längenzunahme durch Massenzuwachs und Längenzunahme durch atonische Dehnung, und fraglich ist auch, ob diese beiden Komponenten der Maximalverlängerung stets gleichzeitig vorhanden sind oder ob ein Nacheinander besteht. Bei denjenigen multiparen Tieren, bei denen eine achtfache Verlängerung weit über den Bedarf hinausgeht, ist das Verhalten der Zwischenbrutraummenge hierfür vielleicht erklärend. Nach Froböse wird die Wandung dieser Engen bei der Ratte dicker und ist bei der Geburt in der Lage, „dieselbe Weite wie auch die anderen Partien zu erreichen“ (Lange).

Kann man die Cervix mit solch einer Enge vergleichen? Hinsichtlich ihrer Ringsmuskulatur, als zirkulärer Sphincter aufgefaßt, ist das theoretisch sicher möglich. Auch sie kann während der Schwangerschaft zunehmen, was beim Rind im direkten Gegensatz zum Menschen sicher der Fall ist. Rechnet man nun den Umfang der Cervixringsmuskulatur des nichtträchtigen erwachsenen Rinderuterus mit 6 cm, der sich bis zur Geburt rund verdreifacht, um sich während der Geburt abermals zu verdreifachen, dann ist eine Weite von 54 cm im Umfang erreicht. Angenommen, Messungen am Beckeneingang ausgewachsener Muttertiere und Brustkorbumfangmaße frischgeborener Kälber wider-

sprechen dieser Annahme nicht. Dann würde eine Hypertrophie der Cervixringsmuskelfasern um das neunfache die notwendige Erweiterung gestatten, wenn alle anderen Voraussetzungen gegeben wären. Diese sind neben Bereitschaft und Dehnungsfähigkeit des Cervixgewebes und der Schleimhautfalten die Trennung in Längenzunahme der Muskelfasern durch Eigenvergrößerung bis zur Geburt um das Dreifache (von 6 auf 18 cm Gesamtumfang bzw. von 50 μ auf 150 μ Faserlänge) und in atonische Dehnung während der Geburt um abermals das Dreifache (von 18 auf 54 cm Gesamtumfang bzw. von 150 μ auf 450 μ Faserlänge). Hierbei würde kein Umbau erforderlich sein und die Ringsmuskulatur könnte sich gegebenenfalls ohne weiteres als Circularis üblicher Auffassung an der Peristaltik beteiligen. In der rückläufigen Bewegung beim Cervixschluß würde sie ebenfalls einen derart gewöhnlichen Schließmuskel darstellen. Die Vermehrung und Lockerung des intermuskulären Bindegewebes auch in zirkulärer und spiralig-schraubiger Richtung kann nur dazu dienen, die bei der radiären Erweiterung auftretenden Verschiebungen zu erleichtern und ist überhaupt Ausdruck der Entfesselung der Ringsmuskulatur vom Panzer des Cervixgewebes. Das Beispiel vom Schwamm wieder aufnehmend mit Gültigkeit jetzt für das Cervixgewebe, in dessen Poren die Muskelfasern um ein ausgestanztes Loch zirkulieren, ist dann aus einem undehnbaren Naturschwamm ein vergrößerter Gummischwamm geworden, der durch Elastizität oder Anordnung oder Elastizität und Anordnung der Gummizüge die erforderliche Erweiterung erlaubt oder aber bei Undehnbarkeit mit Goerttler und mit ihm gegen Stieve verbietet.

Nun ist bezüglich der möglichen Hypertrophie der Ringsmuskelfasern festzustellen, daß die benötigte und von ihnen nach Lange erstellbare Länge vom Durchmesser des Geburtsbeckens und vom größten Umfang des Neugeborenen nur wenig — höchstens um ein Viertel — übertroffen wird. Es würde danach eine Hypertrophie um das Elf- bis Zwölffache allen Anforderungen genügen können. Aber es bestehen keine Anhaltspunkte dafür, daß die einzelnen Muskelfasern der Cervixringsmuskulatur vor der Geburt jenes Volumen erreichen, welches eine Scheidung in Massenzunahme vor der Geburt und Verlängerung während der Geburt in diesem Ausmaß annehmen läßt. Ein Vorratswachstum dieser besonderen Art, das die Möglichkeit der Hypertrophie um das Zwölffache zur Bedingung hätte, ist daher auszuschließen. Übrig bleibt die spezi-

fische Anordnung. Wie immer diese aber auch beschaffen ist, es muß sich der Tonusabfall der Ringsmuskelfasern — hier muß ich Sauter widersprechen — zusätzlich an der radiären Erweiterung der Ringsmuskulatur und damit der Cervix beteiligen, wenngleich mit Sauter auch Kontraktionsvorgänge in der Ringsmuskulatur zu fordern sind, jedenfalls beim peristaltischen Rinderuterus und seiner sich an der Peristaltik beteiligenden Cervix (de Bruin). Das bekannte tonische allseitige Sperrvermögen der glatten Muskulatur läßt hier keinen Widerspruch aufkommen. Die glatte Muskelfaser bleibt in jeder (tonusbedingten) Sperrstellung arbeitsfähig.

Hinsichtlich der spezifischen Anordnung ist eine Gegenüberstellung der hier vorhandenen Anordnung mit den bisher bekanntesten spezifischen Anordnungen eines undehnbaren Materials, die bei Hohlorganen eine radiäre Erweiterung zulassen, angebracht. Von vorneherein fällt eine Maschenverschiebung aus. Die Cervixringsmuskulatur ist zwar in Muskelfasermaschen (Abb. 15) angeordnet; deren Hauptdiagonale steht jedoch schon senkrecht zur Cervixlängsachse und halbiert einen derart spitzen Winkel, daß selbst bei ihrer noch weitergehenden Verlängerung durch Maschenverschiebung keine nennenswerte radiäre Lumenerweiterung herauskommen kann.

Das kreuzweise Aneinandervorbeigleiten der Maschenkanten der Muskelfasermaschen, wie es den Spiralabwicklungen Goerttlers („beide Spiralenden verschieben sich im entgegengesetzten Sinne“) zu entnehmen ist, halte ich aus dargelegten und weiteren Gründen nicht für in vivo möglich. Erwähnt wurden die Maschenkantenkreuzungen, die Fixpunkte darstellen, und der mangelnde Kraftangriffspunkt bei beginnender Kontraktion. Das von den Fixpunkten Gesagte gilt dabei sowohl für Muskel- als auch für Bindegewebsmaschen, solange eine physiologisch-funktionelle Lösung der „Vernetzungen“, wie sie pathologisch-erwise (Rössle, Linzbach-Linzbach) vorkommen, nicht nachgewiesen ist. Um dem Kraftangriffspunkt gerecht zu werden, wäre es notwendig, daß die Spiralenden sich nicht verschieben. Goerttler geht in seinen Schemata (Abb. 19 bei Goerttler) vom Wachstum des äußeren und inneren Ringes aus, wobei er Ringe mit äußerer und innerer Uteruswand übersetzt. Zweifellos sind damit Mucosa und Serosa gemeint, die sich beide zweifellos vergrößern. Wenn nun die beiden Spiralenden an den beiden sich durch Wachstum vergrößernden Ringen Mucosa und Serosa befestigt sind und die Spiralen selbst gleichlang bleiben sollen, deren Enden aber bei dieser Wachstumsvergrößerung sich gegeneinander verschieben, dann interessiert die Frage der Verankerung der Spiralen an den Ringen in erster Linie. Die beiden Sche-

mata der Abb. 19a und b bei Goerttler nun zeigen keine Trennung der Spiralenden von den Ringen, wie ja in Wirklichkeit diese Verbindungen auch bestehen bleiben müssen. Wenn aber die Spiralen in gleicher Länge erhalten bleiben sollen, ist jede Vergrößerung der Ringe unweigerlich damit verbunden, daß sie kreisen müssen, was aus den Abbildungen auch alleine entnommen werden kann. Denkt man sich eine entgegengesetzt gewundene Spirale hinzu, dann soll sich nach Goerttler dadurch nichts an diesen Verhältnissen ändern. Das aber würde wiederum nur der Fall sein, wenn man die Frage nach dem Verhalten der Vernetzungen außer Betracht läßt, die doch zweifellos vorhanden sind, da beide Spiralen durch Aneinanderreihung bzw. Ineinanderfortsetzung von Maschenkanten zustandekommen.

Es wurde schon ausgeführt, daß bei der Vergrößerung eines Ringes alle Punkte seiner Peripherie und mit ihnen alle in diesen Punkten verankerten Spiralenden fliehen. Daß muß bei zwei ineinandergeschachtelten Ringen, die durch eine Spirale verbunden werden, zumindest bei einem Spiralende so bleiben. Das andere Spiralende kann — wenn die Spiralenlänge konstant bleiben soll, muß es dies sogar — ins Gleiten kommen; dann aber nicht als freies Ende, sondern es muß Material von außerhalb des Ringes bzw. des Ringes selbst nach sich ziehen. Da das beim inneren Ring, der Mucosa, nicht möglich ist, kommt nur das Material außerhalb des äußeren Ringes in Frage, und das sind Anteile der Adnexe. Das aber ist nach Goerttler nicht möglich, weil diese an der Beckenwand fixiert sind, während Wolf es möglich macht, indem er in der die Geburt einleitenden Eröffnungsphase den äußeren Ring der Beckenwand nähert. Dies alles ist aber wiederum überhaupt nur denkbar, wenn es sich um eine einsinnig gewundene Spirale handelt, und auch dann kann ich nicht an ein Hin- und Herschlüpfen von Fasern innerhalb der Wand, durch den äußeren Ring hindurch, glauben, sondern halte nur ein Aufweiten und engeres Umschließen des auf die äußeren Spiralenden folgenden Materials für durchführbar. Bei zwei entgegengesetzt drehenden Spiralsystemen, die miteinander vernetzt sind, ist dieses „Schlüpfen“ insofern nicht einmal denkbar, als ihre äußeren Enden bzw. Vernetzungenstellen, die sich voneinander weg bewegen sollen, einander festhalten.

Einige geometrische Konstruktionen sollen diese Ausführungen erhärten. Als anschauliche Hilfsausdrücke seien hierzu die drei ein Rad zusammensetzenden Teile Nabe, Felge und Speichen übernommen. Ein solch vierspeichiges Rad zeigt Abb. 22a. Die Speichen verkehren als lineare Radienteile zwischen Nabe (innerem Ring, Mucosa) und

Felge (äußeren Ring, Serosa). Unter Erhaltung der vollen Speichenlänge und der Verankerung ihrer Enden soll nun eine Vergrößerung nur des Nabenringes (Lumenerweiterung) vorgenommen werden. Das kann nur geschehen (Abb. 24b), indem sich der Nabenring allein (Pfeil *l*, Speiche *a*) oder der Felgenring allein (Pfeil *r*, Speiche *b*) dreht, oder aber beide Ringe drehen sich (Pfeil *l* und *r*, Speiche *c*), und zwar in entgegengesetzter Richtung. Die Möglichkeiten der Drehung nur eines Ringes können variiert werden, indem der Drehsinn ein linker oder rechter sein kann. Eine Drehung erfolgt aber zwangsläufig, und zwar auch dann, wenn die Speichen von vorneherein spiralig gewunden sind,

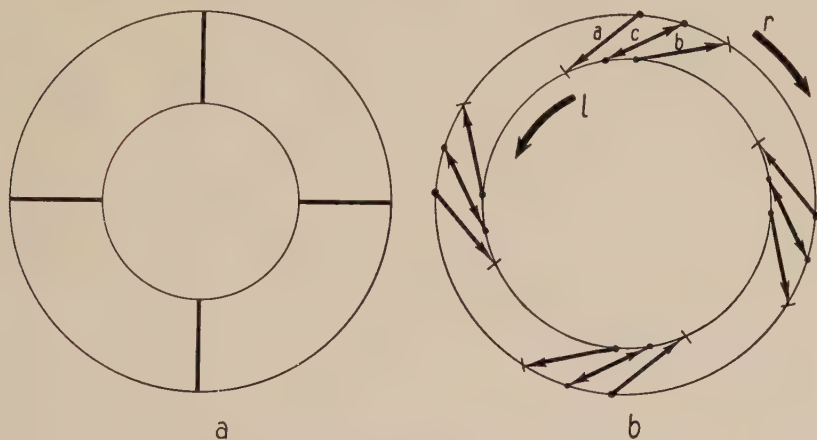


Abb. 22. Schema der Faserverschiebungsmöglichkeiten in der Uteruswand. Die Punkte an den Pfeilenden bedeuten ihre Fixation an den Ringen

und auch dann, wenn sich beide Ringe zugleich, aber ungleichmäßig vergrößern, wobei die Vergrößerung des inneren Ringes die des äußeren übertrifft, ohne diese zu erreichen. Sollen nun die Drehungen auch nur eines Ringes, wie das auch Goerttler entgegen seinen Schemata verlangt, ausgeschlossen werden, dann muß von genannten beiden Voraussetzungen (konstante Länge und Verankerung beider Speichenenden) diejenige der Erhaltung der Verankerung fallen und mindestens ein Speichenende frei sein. Dann ergeben sich gemäß Abb. 25, welche beide Ringe vergrößert zeigt und auch die nach Vorbild der Uteruswand vorhandene Wandverdünnung berücksichtigt, folgende Möglichkeiten. Im Sektor A befindet sich das Punctum fixum des einen Speichenendes am Mucosaring. Dieses wandert, da sich kein Ring drehen darf, entlang dem Radius *R* von *a* nach *a'*. Da sich die Speiche nicht verlängern darf, gibt sie die gepunktete Linie des äußersten Felgenringes dieses Sektors frei. Sektor B zeigt das sinnngemäße Verhalten bei angenommenem Fixpunkt am Serosaring und Sektor C bei völlig fehlender Verankerung der Speiche. Weil aber in vivo ein solches Schlüpfen unmöglich ist, ist im Sektor D der Fall der Verankerung beider Speichenenden und der Verlängerung der Speichen selbst dargestellt, der meiner Auffassung

von den myometralen Vorgängen in der Brutraumwand während der Schwangerschaft entspricht. Die Vorgänge in der Cervixwand dagegen ähneln der Darstellung des Sektor A, liegen aber nach Kenntnis der bisherigen Ausführungen hierüber auf einer ganz anderen Ebene, worauf ich nochmals zurückkomme. Goerttler nimmt für Brutraumwand und Cervixwand den Fall des Sektors A an. An Hand der Abb. 24 kann abgelesen werden, was die Abb. 25 gesondert zeigt, — nämlich daß die

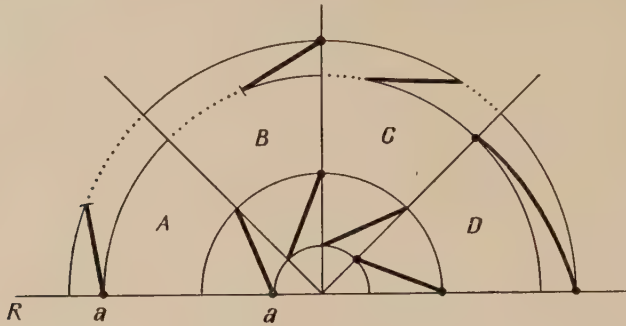


Abb. 23. Schema der Verschiebungsmöglichkeiten und des Wachstums von Muskelfasern der Uteruswand

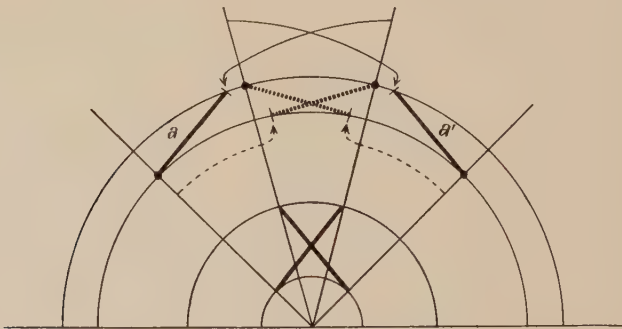


Abb. 24. Schema der Faserverschiebungsmöglichkeiten in der Uteruswand

Speiche bzw. Spirale oder Schraubenlinie ab (Abb. 25) zwischen den beiden kleinsten Ringen bei fixem Punkt am Innenring und konstanter Länge nach Vergrößerung beider Ringe steiler steht. Abb. 25 gibt damit bildlich wieder, daß jede Abwicklung oder Aufbiegung einer Spirale natürlich deren geringere Krümmung bedeutet. In der Uteruswand gelangen jedoch die Muskelschrauben während der Schwangerschaft in zunehmend oberflächenparallele Lage. Bei halber Wanddicke, wie sie von den beiden größten Ringen dargestellt wird, kommt zwar der Speiche $a' b'$ etwa die gleiche Steilheit zu, wie sie ab inne hat. In praxi ist das aber nur zu erreichen, wenn sie sich entweder nicht abwickelt, was zwei Fixpunkten an ihren Enden gleich käme, oder wenn sie sich trotz Vergrößerung der Ringe im Sinne der Aufwicklung

verschiebt, was für weichplasmatische Spiralen nicht in Frage kommt. Die rechte Seite der Abb. 25 zeigt der Vollständigkeit halber das Flacherwerden der Spirale ab bei wachsendem Radius R' , wenn der Fixpunkt am jeweils äußeren Ring gewählt wird. Die Halbierung der Wanddicke gleicht diese Abflachung nicht aus, wie es bei der Steilerstellung von $a'b'$ der Fall war, sondern verstärkt die Abflachung, was die Speiche $a''b''$ beweist.

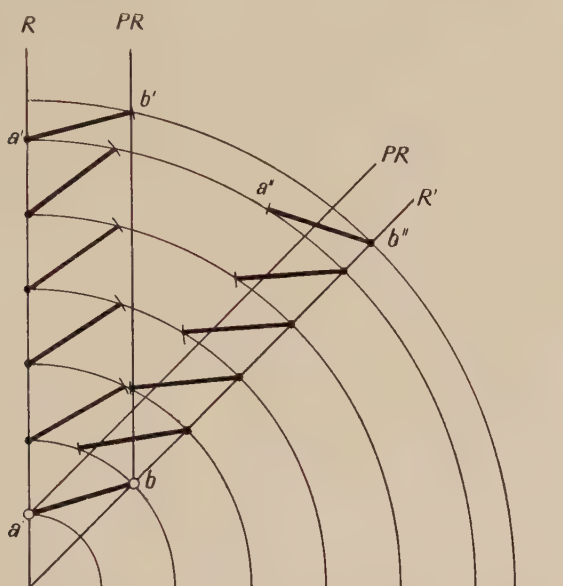


Abb. 25. Schema der Faserverschiebungsmöglichkeiten in der Uteruswand
 a b Speiche; R , R' Radius; PR Parallele zu R im Abstand b ; PR' Parallele zu R' im Abstand a

Bei zwei entgegengesetzt drehenden und sich kreuzenden Spiralen führt die radiäre Flucht ihrer Fixpunkte am Innenring laut Abb. 24 demnach dazu, daß die Vernetzungsstellen sich auflösen müssen und z. B. beim Fixpunkt am Innenring die Speichen a und a' sich völlig „aus den Augen“ verlieren. Ihr Weg in die Arbeitsstellung wäre ein Weg von der Arbeit fort; denn keine Kontraktionsleistung ihrerseits kann sie wieder zusammenführen.

Beim Rinde nun ist zwischen äußerem Ring (der Serosa mit ihrer Längsmuskulatur) und den Außenenden der Ringsmuskelschrauben der Cervix ein Riesenraum, die Vasculosa. Diese wächst bis zum Ende der Schwangerschaft seitlich und dorsal der Ringsmuskulatur in einem Maße, das durch Platzbeanspruchung seitens der Gefäße nicht gerechtfertigt wird. Deshalb ist es auch nicht möglich, hier von einem Schwellkörper zu sprechen und der Gefäßfüllung irgendeine wesentliche direkte mechanische er-

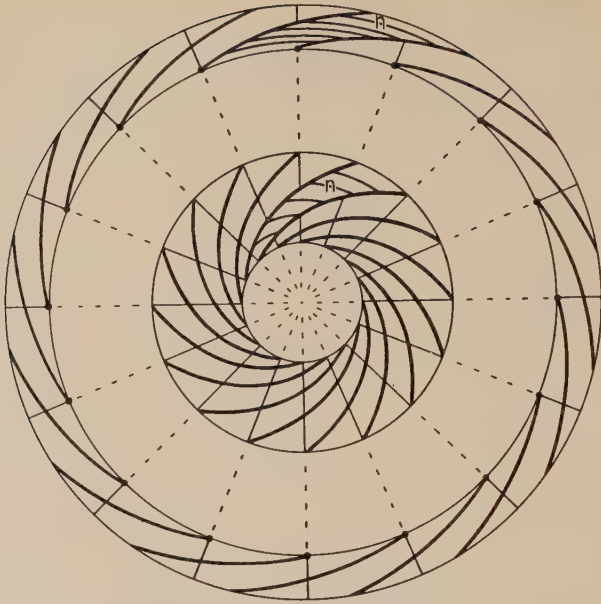


Abb. 26. Schema zur radiären Erweiterung der Cervixringsmuskulatur des Rindes nach Art einer Irisblende
n neutrale Fasern

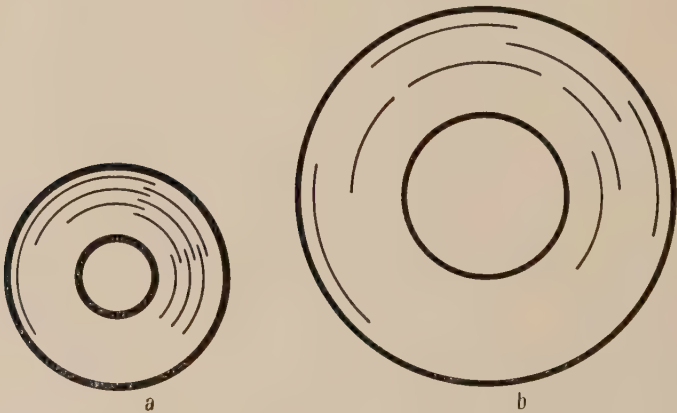


Abb. 27. Schema zur lamellären Verschiebung der menschlichen Uteruswand. In die Querschnittsebene umgezeichnete Abb. 18 von Fumagalli
a Ruhestand; b Gravidität

weiternde Wirkung zuzuschreiben. Einer kulissenartig aufgegliederten Ringsmuskulatur jedoch bietet sie eine sehr günstige Gelegenheit zur lumenentfaltenden Verschiebung. Sie schafft gewissermaßen schon vor der Geburt den Platz, in den hinein die

Entfaltung stattfinden kann. Die Ringsmuskulatur selbst verhält sich hierbei passiv, und sie geht, in Lamellen zerspalten, denjenigen Schwierigkeiten aus dem Wege, die sich bei Verschiebung der einzelnen Fasern ergeben. Denn die zahlreichen Gleitflächen, die zugleich den Reibungsweg (F e n e i s) verkürzen, liegen parallel zueinander und weitgehend und mit zunehmender Auseinanderverschiebung zunehmend parallel zur Außen- bzw. Innenfläche. Dadurch kann von einer Dehnung (Verlängerung in der zirkulären Zugrichtung) gänzlich abgesehen werden, und nur dadurch wird der Forderung Goerttlers nach Erhaltung einer konstanten Länge — hier der Lamellen — weitgehend entsprochen.

Damit komme ich zur Lamellierung der Ringsmuskulatur zurück, deren zweiter Typus noch zu erwähnen ist, wie ich ihn an den restlichen zwei geburtsnahen Cervices vorfand, die mangels Vorbericht auf Grund ihres geringeren Umfanges und anderer Merkmale als nicht so unmittelbar vor der Geburt stehend anzusprechen sind wie die vordem genannten beiden. Nach Abb. 28, die eine dieser Cervices im Querschnitt wiedergibt, ist auch die Gefäßschicht bei weitem nicht so aufgelockert, so daß die dorsale Längsmuskelplatte von der Ringsmuskulatur noch weniger entfernt ist, als in späteren Stadien. Das Charakteristische für die schwach angedeutete Lamellierung ihrer Ringsmuskulatur besteht neben dem noch größeren Aufgeschlossensein der Lamellen



Abb. 28. Cervixquerschnittsfläche einer 3—4 Wochen vor der Geburt stehenden Kuh. Etwa natürliche Größe

aneinander darin, daß ihre Außenenden nur nach lateral in die Vasculosa strahlen. Ob dieser Typus der „normale“ ist, demgegenüber jener der beiden vorgenannten Cervices als funktionsbedingt verändert anzusprechen ist, vermag ich noch nicht zu entscheiden. Denkbar wäre es nach der Vorstellung, daß die Lamellen der dorsalen Hälfte sich gewissermaßen bei der Involution der Cervix umlagern, wie es die Abb. 29 a b verdeutlichen, — eine An-

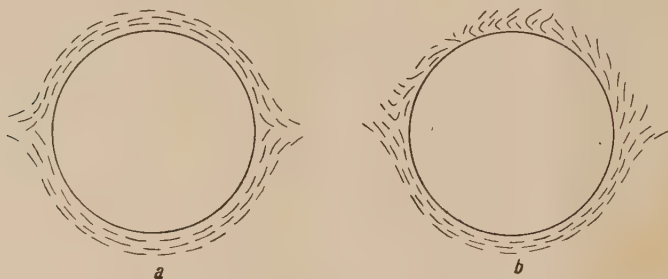


Abb. 29. Schema zur Vorstellung der Überführung der dorsalen Ringsmuskellamellen der Cervix vom Typ der Abb. 29(a) in jene der Abb. 18 und 19(b)

sicht, die durch weitere Untersuchungen zu erhärten oder abzuändern ist.

Den Fragen, ob für die Lamellierung nicht in anderen Funktionsphasen Anhaltspunkte zu finden sind und wie die Entfesselung der Lamellen überhaupt zu erklären ist, muß jedoch nähergetreten werden. Um bei der letzten Frage zu beginnen, kann die Entfesselung der Lamellen nur im Cervixgewebe seine Erklärung finden. Wie bei Besprechung der Vorgänge an der Ringsmuskulatur in der Brunstphase ausgeführt wurde, ist auch hier eine nervös-hormonal bedingte Umwandlung des Cervixgewebes als Ursache anzunehmen.

Die Wirkung dieser biologischen Faktoren ist dem Gynäkologen in sehr unangenehmer Weise bekannt und auf sie weist auch Götze besonders hin, wenn er von der kurzen Zeit der Bereitschaft der Cervix, sich optimal zu erweitern, spricht. Die besondere Einteilung in verschieden abzugrenzende Werte der Eröffnung zu Beginn der Geburt und der Weite unter der Geburt (mangelhafte Eröffnung und mangelhafte Weite) gründet geradezu in der klinischen Erfahrung, daß die biologische Situation der mangelhaften Weite darauf beruht, daß der günstigste Zeitpunkt für die ausreichende Eröffnung überschritten ist. Von der Cervixringsmuskulatur aus gesehen heißt das, daß Verschiebung der Lamellen nur im erforderlichen Maße möglich ist, solange das Cervixgewebe maximal erschlafft ist. Ist dieser Zeitpunkt überschritten, führt es durch seine Wiederverkürzung zum festeren Aufschließen der Rings-

muskellamellen aufeinander. Obwohl eine Hydratisation des Cervixgewebes nach Servatius nicht in Frage kommen soll bzw. diese Frage noch nicht entschieden ist, kann ein Vergleich mit gewöhnlichem Tischlerleim zwischen zwei Holzplättchen als Modellvorstellung dienen, wenn man den Fasermangel innerhalb des Leimes vernachlässigt. Die Aufquellung des Leimes führt zur Entfernung der Holzplättchen voneinander, seine Austrocknung nähert sie einander wieder. Ist diese Austrocknung binnen kurzer Zeit schwer oder gar nicht reversibel, dann entsprechen die Holzplättchen den Lamellen im Zustande der mangelhaften Weite.

Was die Anhaltspunkte für die Cervixringsmuskulatur gelegentlich anderer Funktionsphasen betrifft, so ist eindrucksvoll alleine der Verlauf der Gefäße innerhalb der Ringsmuskulatur, wie er vornehmlich an den geburtsnahen Cervices nicht zu übersehen ist. Die Gefäße durchziehen nämlich die Ringsmuskulatur nicht wie am Horn und Körper radiär, sondern liegen in Längsrichtung verzweigt zwischen den Lamellen, mit diesen von außen nach innen in schichtweisem Wechsel angeordnet. Durch die Lamellenzwischenräume hindurch sind sie vermittels auf- bzw. absteigenden Gefäße verbunden, die ebenfalls nicht radiäre Anteile, sondern oberflächenparallel zirkulierende Schaltstücke darstellen. Bei einem radiären Gefäßverlauf durch die Ringsmuskulatur ist deren Verschiebung als Lamellen nicht denkbar. Dadurch stützt die geschilderte Anordnung der Gefäße geradezu die Auffassung eines lamellären Verschiebungsvorganges bei der radiären Halskanallumenerweiterung.

Von der Ringsmuskulatur selbst kann nur gesagt werden, daß ihre beim Kalbe und beim nichtträchtigen Rind beschriebene Anordnung sich kreuzender Muskelfasern nach dem Ausgeführten über die Lamellierung nicht besagen kann, daß es sich um zwei durchgehende Spiral- oder Schraubensysteme handelt, eben weil der geburtsnahe Zustand zeigt, daß das im Quer- und Flachschnitt sichtbare homogene Kreuzungsfeld von Muskelfasermaschen (Abb. 15) in Wahrheit in Lamellen gegliedert ist, ohne daß ihr dichter nachbarlicher Schluß eine derartige Deutung zuläßt. Auch der beim Kalbe am Längsschnitt schon sichtbaren Bündelung der Cervixringsmuskulatur kann nichts entnommen werden, was auf die spätere Lamellierung hinweist. Hierzu ist der Wechsel von Muskelbündelquerschnitten und zwischen den Bündeln befindlichem Bindegewebe ebenfalls zu gleichmäßig verteilt. Die Lamellierung muß hier maskiert genannt werden, und die exakte

Methode ihrer Darstellung auch beim Kalbe und nichtträchtigen Tier ist an weiteren Präparaten und durch experimentelle Bearbeitung noch darzustellen.

c) *Die Schleimhaut.* Die Betrachtung der radiären Halskanallumenerweiterung kann nicht abgeschlossen werden, ohne der Schleimhaut mindestens unter Berücksichtigung dieses Vorganges Erwähnung zu tun. Wie angedeutet und den Abb. 18 und 19 zu entnehmen, verlängern die Schleimhaut- oder Längsfalten der Cervixmucosa sich im Verlauf der Schwangerschaft sehr stark. Trotz Durchmesserzunahme des Halskanales um das Dreifache berühren sich die längsten Falten fast axial und erstellen eine riesige Oberfläche, die den zähklebrigen Cervixschleim absondert und ihm zugleich als Haftfläche dient. Längsfalten und Schleim sind dadurch durchaus in der Lage, den Canalis cervicis hermetisch zu verschließen auch dann, wenn die Querfalten sich gegen Ende der Schwangerschaft abflachen, indem sie zum guten Teil in die Ebene der übrigen Ringmuskulatur einbezogen werden. Wenn die Längsfalten nun bei der radiären Lumenerweiterung völlig aufgebraucht würden, könnte durch das dann entstehende Lumen mit etwas Übertreibung fast das Muttertier selbst passieren. In die innere Peripherie der Cervixwand wird daher wohl nur



Abb. 30. Ausschnitt aus einem Cervixwandquerschnitt zur Darstellung der Längsfaltenbasen (a) und ihrer freien Teile. 14×



Abb. 31. Reserveschleimkammern, die eine wabenartige Septierung des Raumes zwischen den Längsfaltenbasen der Cervixmucosa darstellen. 6×

die breitere und z. T. muskelhaltige Basis (Abb. 30; a) der Längsfalten einbezogen, während die ins Lumen frei hängende kleinere „Hälfte“ beiseite gedrückt wird und durch Aufdrücken seitens der passierenden Frucht gestielte Anhängsel bildet, die man post partum fühlen kann (s. S. 300). Bei diesem Beiseitedrücken werden dabei zwei Arten von Reserveschleimkammerbildungen wichtig. Einmal werden solche Kammern von einem wabenartigen Netz von Falten gebildet (Abb. 31), die zwischen den Längsfaltenbasen verkehren und häufig nicht radiär ins Lumen weisen, sondern der Propria schräg aufsitzen. Dann aber gibt es auch Bildungen (Abb. 32), die erbsengroßen Becherzellen ähneln und lumenseitig ein offenes kreisrundes Stoma besitzen. Diese fand ich jedoch nicht regelmäßig. Da sie keine geschlossenen Cysten darstellen, sind sie

auch nicht mit den Ovula Nabothi vergleichbar, ganz abgesehen davon, daß jene sich aus Drüsen bilden (Nagel). Ihre Bedeutung ist aber sinnfällig die einer automatischen Schmierung bei der Passage der Frucht, wie sie sonst Drüsen zukommt (s. auch S. 300).

Die Verlängerung der Längsfalten innen wie das Wachstum der Vasculosa außen erfüllen so in klarer Weise die Forderung Goerttlers nach Vergrößerung des inneren und äußeren „Ringes“. Und sie führen in Zusammenhang mit der Zergliederung der Ringmuskulatur in Lamellen zum Verständnis des Erweiterungsvorgangs des Halskanals. Die kollagenen Anteile der Schleimhaut müssen, wenn weder ihre „elastische“ Umwandlung noch ihre Anordnung die erforderliche zirkuläre Geburtserweiterung gestatten, auf Vorrat wachsen. Die Verlängerung der Längsfalten aber bedeutet diese Bevorratung. Es ist dabei vorteilhaft, die Längsfalten in einen Basisteil und einen freien Teil zu scheiden. Immer vom Cervixquerschnitt sprechend, bestehen die Cervixlängsfalten im nichtträchtigen Stadium fast nur aus dem freien Teil, während die Basis zurücktritt. Während der Schwangerschaft erfahren beim Vergleich von nichtträchtigen mit trächtigen Stadien beide Teile eine besondere Ausbildung. Die Propria und damit das propriäre Cervixgewebe vermehrt sich und kann nur nach innen ausweichen. Das geschieht durch Abfaltung in die

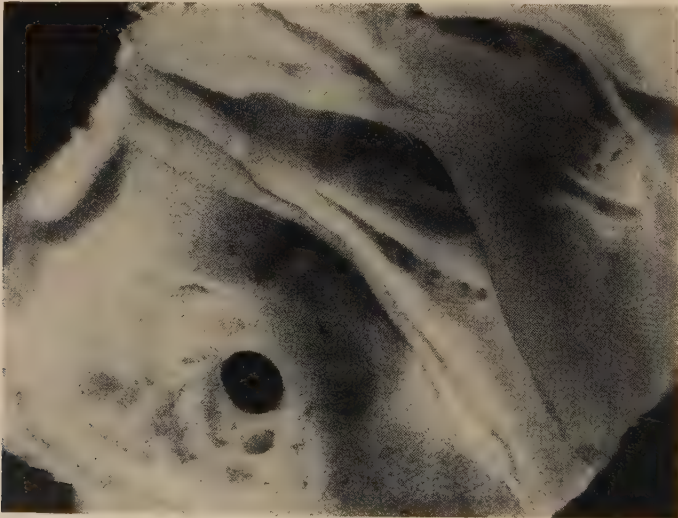


Abb. 32. Zwei Reserveschleimkammern vom Typ einer erbsengroßen Becherzelle mit kreisrundem Stoma. 8×

Basis der Längsfalten hinein, unter Mitnahme von innersten Anteilen der Ringsmuskulatur. Dadurch wird der Basisteil gehoben und vergrößert (Abb. 30; a). Eine Folge davon ist das weitere lumenwärtige Hineinragen des freien Teiles, der aber auch noch für sich eine Verlängerung erfährt. Die Grenze zwischen Basis und freiem Teil gibt angenähert das Ausmaß des Anteils der Längsfalten an, der bei der Geburtserweiterung in die Ebene der zwischen den Falten befindlichen Schleimhaut mit einbezogen wird.

III. Die Längsmuskulatur und ihr funktionelles Verhalten

Die von den Ligg. lata herkommende Längsmuskulatur des Rinderuterus stellt entsprechend der Doppellamelle dieser Ligamente eine doppelte Muscularis propria serosae dar. Die eine, zum dorsomedialen Blatt des Mesometriums gehörende, kommt von kranio-lateral und dorsal her und erreicht beim Kalb den Uterus mit makroskopisch sichtbaren Zügen etwa mitten am parallelen Hornabschnitt (Abb. 1; e). Sie verbindet sich mit derjenigen der anderen Seite in der dorsalen Medianen dieses Abschnittes und folgt ihm, dem Corpus und der Cervix kaudal, um in die gleichgerichtete Muskulatur der Vagina überzugehen. Sie soll am Uterus dorsale Uteruslängsmuskulatur genannt werden. Die andere, dem ventrolateralen Blatt des Mesometriums entstammende Serosenmuskulatur kommt von kaudolateral (c') und dorsal und erreicht den Uterus im Zentrum der Hornschnecke. Sie verbindet sich mit derjenigen der anderen Seite, indem sie den Uterus förmlich untergreift, um ebenfalls kaudal zu ziehen, wodurch sie zur ventralen Uteruslängsmuskulatur wird. Beide, die an Ausdehnung überwiegende dorsale und die schwächere ventrale Uteruslängsmuskulatur, zeigen regionale Unterschiede in Stärke und Verlaufsrichtung, die sich in den verschiedenen Funktionsphasen unterschiedlich verhalten. Als dritte Art einer Längsmuskulatur des Rinderuterus soll jene benannt werden, die am mesometralen Rand — diesem parallel längs verlaufend — durch Austausch von Muskelfasern beider Serosenblätter des breiten Mutterbandes zustandekommt. In den präzervikalen Abschnitten unbedeutend, erreicht sie an der Cervix erhebliche Stärke und kann, da deren mesometraler Rand lateral liegt, neben mesometraler Uteruslängsmuskulatur hier auch laterale Uteruslängsmuskulatur genannt werden.

Die dorsale Uteruslängsmuskulatur überzieht am ausgewachsenen Uterus die vor den Ligg. intercornualia gelegenen freien Hornteile nicht nur dorsal, sondern auch lateral und deckt gemeinsam mit der ventralen Uteruslängsmuskulatur auch deren mediale Fläche. Sie ist hier beim juvenilen Tier nur schwach entwickelt. Ihre Faserverlaufsrichtung ist parallel zur Hornlängsachse bzw. bilden ihre Bündel langgestreckte Maschen, deren Hauptdiagonale parallel zur Hornlängsachse läuft. Ihre Veränderungen bis zum Ende der Schwangerschaft bestehen in erheblicher Massenzunahme, die stellenweise zur sogleich zu besprechenden „Bandstreifenbildung“ führt, und in deutlicher werdenden unmittelbaren (rechtwinkelligen) Übergängen von inneren (tiefen) Faseranteilen durch die Vasculosa hindurch in die Ringsmuskulatur.

Am Parallelabschnitt und Corpus vereinigen sich die beiderseits vom linken und rechten Mutterband kommenden Züge zur bereits genannten einheitlichen Dorsalplatte. Am und nahe dem kranialen Rand dieser Platte, der zugleich der Kranialrand des dorsalen Zwischenhornbandes ist, und kaudal davon bis zur Bifurcatio uteri caudalis, gehen rechte und linke Anteile, sich median wendend und dadurch quer verlaufend, ineinander über. Kaudal davon kreuzen die beiderseitigen Anteile einander immer spitzwinkliger, um schließlich einheitlich längsgerichtet kaudal zu ziehen. Die tiefen Muskelfasern gehen auch hier in die Ringsmuskulatur über, was wegen der Lage der Vasculosa innerhalb der Ringsmuskulatur hier nicht durch die Gefäßschicht hindurch geschieht.

Eine besondere intercornuale Längsmuskulatur stellen schwache Muskelfaserbündel dar, die in das Str. vasculosum intercornuale von der dorsalen Uterusmuskulatur abzweigen und untereinander und mit solchen, die von der ventralen Uteruslängsmuskulatur kommen, kreuzen.

An der Cervix ist die dorsale Uteruslängsmuskulatur am deutlichsten von allen Uterusabschnitten von der Ringsmuskulatur durch das Str. vasculosum getrennt. Allerdings ist hier das Str. vasculosum vornehmlich bindegewebig aufgebaut, während die größeren Gefäße mehr seitlich und ventral liegen. Sie setzt sich kontinuierlich in die vaginale Längsmuskulatur fort, und ihre tieferen Anteile strahlen, von kranial und kaudal kommend und die Vasculosa durchziehend, in kranio- bzw. kaudovertraler Richtung gegen die Ringsmuskulatur (Abb. 33 u. 34), um sich in deren inter-

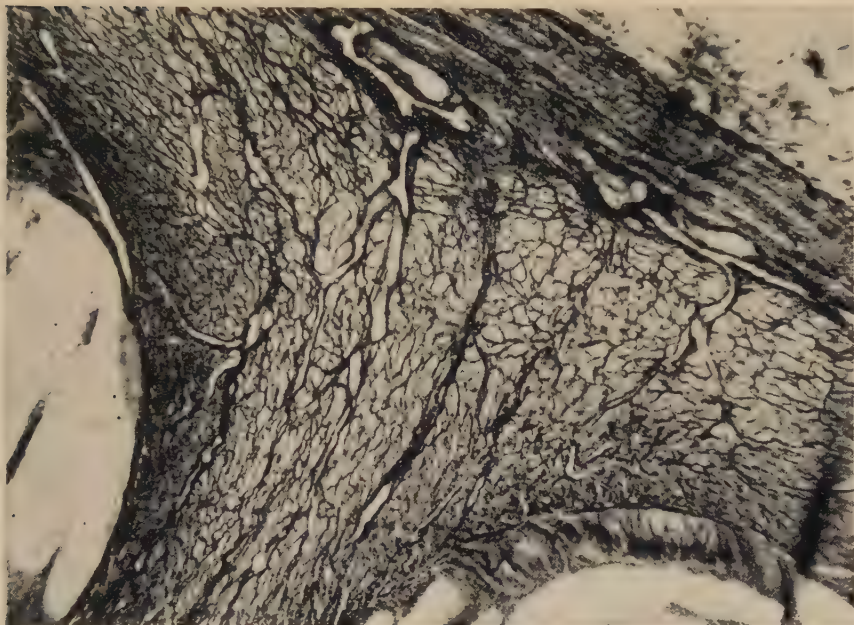


Abb. 33. Basis der Präportiofalte eines Kalbes. Pasini. 40×

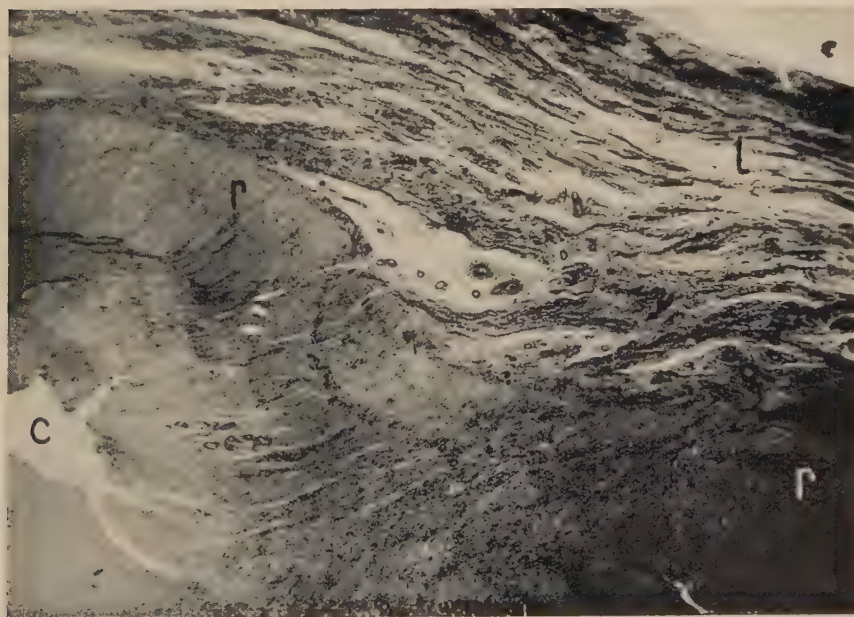


Abb. 34. Gegend der Orificiumfalte eines Kalbes. Safran. 53×
 l Längsmuskulatur, deren inneren Anteile von kaudal in Richtung auf die Faltenbasis ziehen;
 r Ringsmuskulatur; C Corpustumen

muskuläres Cervixgewebe fortzusetzen. Das geschieht verstärkt in Richtung auf das bindegewebige Zentrum der Querfalten.

Die Veränderungen, denen die gesamte dorsale Uteruslängsmuskulatur in den genannten Regionen während der Schwangerschaft unterworfen ist, sollen übersichtshalber in noch weiterer Gliederung verfolgt werden.

Die Serosenmuskulatur der Mutterbänder bleibt in allen Funktionsphasen des Uterus weitgehend unabhängig von der des Uterus. Die kranioventrale Verlagerung des schwangeren Uterus bewirkt nicht nur eine Verlängerung der Adnexe, sondern beide Lamellen des Mesometriums verschieben sich großflächig zueinander, wobei das dorsomediale Blatt der ortsverändernde Teil gegenüber dem ventrolateralen ist. Seine Muskelhaltigkeit war beim Kalbe makroskopisch auf Züge beschränkt, die von kraniodorsal her in kaudoventraler Richtung den Parallelabschnitt der Hörner erreichte. Die „Muskularisation“ schreitet nun mit zunehmendem Alter und vor allem mit zunehmender Schwangerschaft fort, und diese Muskelfaserbündel setzen sich am mesometralen Rand des Hornes überwiegend nach kaudal, an den freien Hornteilen aber auch scharfbogig nach kranial in die dorsale Uteruslängsmuskulatur fort. Außerdem wechseln hier auch Muskelfasern zwischen beiden Blättern des Mutterbandes hin- und herüber und spalten die mesometrale Uteruslängsmuskulatur ab. Dadurch ist dieser mesometrale Rand durch eine plexiforme Verflechtung der Muskulatur ausgezeichnet, die eine Fixation bedeutet und alle durch die Längenzunahme des Tragsackes z. B. bedingten Ortsveränderungen mitmachen muß. Da die Gekrösursprungslinie unverrückbar feststeht, wandert der sich verlängernde und verlagernde Uterus in kranioventraler Richtung an ihr vorbei und von ihr weg, so daß die ursprünglich kraniokaudale Richtung der Bandmuskulatur dieses dorsomedialen Blattes über lateromedial zur kaudokranialen wird, wobei das Körperwandende stets dorsal, das Organende hingegen ventral verbleibt. Die beim Kalbe fast rechtwinkelig kreuzenden Richtungen der Muskulatur beider Blätter gelangen somit am Ende der Schwangerschaft fast zur gegenseitigen Parallelität.

Von der dorsalen Uteruslängsmuskulatur bleibt von denjenigen Anteilen, die am nichtträchtigen Horn längs verlaufen, diese Verlaufsrichtung bis zum Ende der Schwangerschaft erhalten, im Gegensatz zu den querverlaufenden Anteilen im dorsalen Lig.

intercornuale und den schwachen Schrägbündeln im Str. vasculosum intercornuale. Es ist dabei zweckmäßig, die Längsanteile in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht zu unterteilen und eine abermalige Trennung in einen präzervikalen und einen zervikalen Abschnitt vorzunehmen.

Die tiefe Schicht zeichnet sich durch ihre direkte (präzervikal) bzw. indirekte (zervikal) Verbindung mit der Ringsmuskulatur aus. Ihr kranial und kaudal unterschiedliches Verhalten wird neben dem soeben genannten grundsätzlichen Unterschied, die Verbindung mit der Ringsmuskulatur betreffend, durch die Vasculosa und den zeitlichen Funktionsunterschied der zervikalen und präzervikalen Abschnitte bestimmt. Die Vasculosa schwindet in den präzervikalen Abschnitten als sichtbar isolierte Schicht so gut wie völlig, während sie an der Cervix im Gegensatz dazu dorsal und seitlich überaus mächtig wird. Daß sie kranial nicht mehr als Schicht nachweisbar ist, ist eine Folge der Brutraumvergrößerung. Die gestreckten Gefäße brauchen nicht mehr soviel Platz, und das durch die Wandverdünnung gegebene Zusammenrücken der Rings- und Längsmuskulatur bedingt auch eine von außen nach innen gemessene Verdünnung der Bindegewebsanteile der Vasculosa, die angesichts der vergrößerten Oberfläche, die sie zu bedecken haben, trotzdem eine erhebliche Vermehrung erfahren haben. Das bekräftigt auch die Gesamtverstärkung der Vasculosa am trächtig gewesenen Uterus gegenüber dem einer Nullipara. An der Cervix dagegen wächst die Vasculosa auf Vorrat, und sie dürfte ähnlich dünn wie präzervikal werden, wenn der Halskanal unter der Geburt maximal erweitert ist. Ihr Stärkerbleiben nach der Geburt gegenüber der Stärke vor der ersten Gravidität ist noch ausgeprägter als an den kranialen Uterusabschnitten und überdies im kaudalen Cervixbereich deutlicher als im kranialen. Der zeitliche Unterschied besteht demnach darin, daß die Vasculosa zwar sowohl präzervikal als auch zervikal an Masse zunimmt, präzervikal aber synchron mit der Brutraumvergrößerung funktionell verwendet wird, während sie an der Cervix erst mit deren Erweiterung unter der Geburt in den Dienst der Oberflächenvergrößerung tritt. Dieses von der Vasculosa aus geschilderte Verhalten muß natürlich von Einfluß auf die Beziehungen zwischen Längs- und Ringsmuskulatur sein. Präzervikal, wo beide Muskulaturen durch ihr Übergehen ineinander eine gegebene gegenseitige Einflußnahme aufeinander besitzen, wird diese durch die Verdünnung (Ausbreitung

trotz Vermehrung) der Vasculosa erhöht. Eine Verschiebung ist dadurch gerade an ihren Grenzflächen nicht möglich, sondern die Verbindungen miteinander bewirken im Gegenteil eine erhöhte topographische Fixation der Übergangsstellen. Das ist so jedenfalls an der großen Kurvatur des Brutraumes. Seitlich dagegen sind andere Beobachtungen zu verzeichnen. Hier bleibt die Vasculosa deutlicher erhalten, indem die Übergänge beider Muskulaturen auf längerem Wege vor sich gehen. An der Cervix schließlich bedingt das Vorratswachstum der Vasculosa ein Fortrücken der Längsmuskulatur in dorsaler Richtung von der Ringsmuskulatur. Die gegen die Ringsmuskulatur strahlenden Längsbündel werden dadurch besonders im kaudalen Cervixbereich neutralisiert und können bei der Geburtserweiterung aktiv offenbar weniger ausrichten, als ihnen bei der Brunsterweiterung zukommt. Die in das bindegewebige Zentrum der Querfalten einstrahlenden Züge bleiben allerdings erhalten und verstärken sich auch.

Die oberflächliche Schicht gliedert sich mit zunehmender Schwangerschaft in oberflächenparallele Lamellen (Abb. 35), die am Horn weniger deutlich in Erscheinung treten, an der Cervix aber, die gesamte Dorsalplatte dort erfassend, mehrere Lagen bilden. Sie lassen zwischen sich Verschiebungen gestattendes lockeres Bindegewebe erkennen. Auf die funktionelle Bedeutung dieser Umordnung wird noch eingegangen (s. S. 310).

Von den gesamten längsverlaufenden und während der Schwangerschaft so verbleibenden Anteilen der dorsalen Uteruslängsmuskulatur bleibt nun eine schon angedeutete Tatsache zu erwähnen, die Ähnlichkeit mit der Bandstreifenbildung an Darmabschnitten bei Mensch, Schwein und Pferd hat. Diese Bandstreifenbildung wird auch von einigen Autoren (besonders R a b) erwähnt und betrifft eine nicht immer deutliche Verstärkung von Längsmuskelzügen an der großen Kurvatur des schwangeren Hornes in der zweiten Hälfte der Trächtigkeit, die sich in die insgesamt verstärkte Dorsalplatte im Bereich von Corpus und Cervix fortsetzt. Sie ist zweifellos mit der hier vorhandenen größeren Zugspannung der Brutraumwandung und der hier erforderlichen größeren Kontraktionsleistung während der Geburt in Zusammenhang zu bringen (s. S. 299). Für ihr Zustandekommen ergibt sich daraus das Primat für die Annahme einer funktionell bedingten örtlichen Sonderbildung, der gegenüber zwei weitere Erklärungsmöglichkeiten bestenfalls sekundäre Bedeutung haben. Hierfür

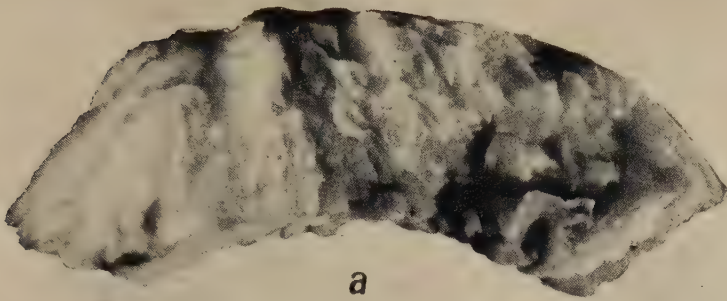


Abb. 35. Ventrale Cervixlängsmuskulatur zur Darstellung ihrer Lamellengliederung. Etwas auseinandergezogen. $3,5\times$
 a Ansicht eines Makroquerschnittes schräg von innen. Hier stehen die Lamellen treppenartig

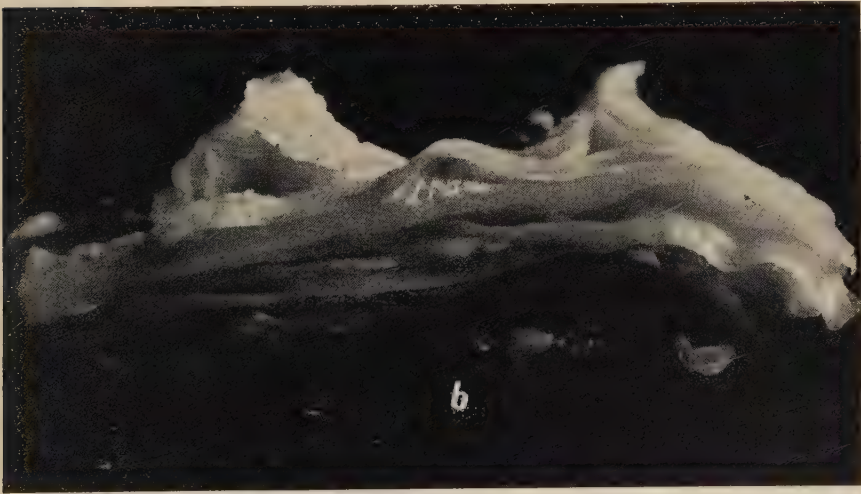


Abb. 35 b. Ansicht eines Makrolängsschnittes

kommen in Frage ein Verharren von Längszügen an diesem Platz entgegen der radiären Brutraumerweiterung oder gar ein Zusammenrücken solcher Züge trotz gegensinnigen Verhaltens der übrigen Wandung bei dieser Erweiterung. Für die letztgenannte Annahme eines Zusammenrückens ursprünglich entfernter nebeneinandergelegener Züge, die den Entwicklungsvorgang der Darm-

bandstreifen mit dieser Bildung der dorsalen Uteruslängsmuskulatur analogisiert, finden sich keinerlei beweisende Anhaltspunkte. Für das Verharren von Längszügen sprechen die gerade hier deutlichen und engen Verbindungen mit der darunterliegenden Ringsmuskulatur. Da diese sich jedoch zwecks Erstellung der erforderlichen radiären Erweiterung ringsum gleichmäßig verlängern muß, kann auch dieser Verbindung keine wesentliche Bedeutung zugemessen werden, obwohl andererseits diese lokale Stärke der Längsmuskulatur von größerer Breite als am nicht trächtigen Horn ist und seitlich (lateral) die Verbindung von Längs- und Ringsmuskulatur durch längere Muskelbündel erfolgt. Rab zählt diese verbindenden Züge offenbar insgesamt zur Ringsmuskulatur, da er in diesem Stadium nur eine Längsmuskulatur an beiden Kurvaturen beschreibt.

Für eine lokale Verstärkung sprechen jedoch nicht nur funktionelle Gesichtspunkte, sondern dafür spricht auch der Vergleich der Längsmuskulatur dieses Gebietes bei Kalb und Färse mit derjenigen der Kuh. Am trächtig gewesenen Rinderuterus imponiert nämlich die gesamte dorsale Uteruslängsmuskulatur als stark ausgebildete Muskelschicht, die an der großen Hornkurvatur ihre größte Dicke aufweist. Dadurch wird die lokale Längsmuskelverstärkung zu einem Beispiel dafür, daß der Uterus seine funktionsgerechte Entwicklung erst mit seiner spezifischen Funktion, Tragsack und Gebärmutter zu sein, erreicht und abschließt. Die schon Den n h a r d t bekannte Längsfaltenbildung dieser Anteile der dorsalen Uteruslängsmuskulatur am trächtig gewesenen Uterus spricht im gleichen Sinne, indem sie, durch die radiäre Brutraumverengung und dadurch bedingt, daß sie in ihrer Masse weitgehend erhalten bleiben, sich nun auf einer geringeren Oberfläche versammeln müssen. (Beim Pferdeuterus dürften hier andere Verhältnisse vorliegen, da dessen dorsale Uteruslängsmuskulatur bekanntlich eine Querfältelung zeigt.)

Die im dorsalen Zwischenhornband querverlaufenden Anteile der dorsalen Uterusmuskulatur verändern ihre Topographie mit zunehmender Schwangerschaft völlig (s. auch S. 234). Sie werden im Zuge der axialen Brutraumverlängerung auf die mediale Fläche der Wand des Mittelabschnittes des trächtigen Uterushornes verlagert. Den gleichen Weg nimmt das ventrale Intercornualband, und die zwischen dem doppelten Zwischenhornband vorhandene Taschenbildung schwindet, um sich ebenfalls an der planen Ober-

flächenbekleidung des trächtigen Hornes zu beteiligen. Das geschieht dadurch, daß dieses Doppelband durch das dem trächtigen Horn gegenüber zurückbleibende Längenwachstum des nicht-trächtigen Hornes und dem nach kranial sich verlängernden trächtigen Horn einen auf die Dorsalansicht des gesamten Uterus bezogenen diagonalen Zug erfährt, der zunächst zu seiner Schrägstellung und schließlich zur Längsstellung und Einbeziehung in die mediale Wand des trächtigen Hornes führt. Dieser Vorgang ist zugleich Ausdruck für die axiale Verlängerung des Parallelabschnittes und damit der Kranialverlagerung seiner an sich feststehenden Grenze zum Mittelabschnitt. Das beim juvenilen Uterus schwache dorsale Lig. intercornuale wird hierbei Bedingungen unterworfen, die auch die übrige Längsmuskulatur zur Verstärkung führen, so daß auch für dieses Band sinngemäß zutrifft, was von der Faltenbildung der ebengenannten Längsanteile gesagt wurde. Nach der Brutraumverkleinerung gewinnt das Band im Zuge der axialen Hornverkürzung wieder seine alte Lage, bleibt nun aber verstärkt erhalten und erlangt daher am trächtig gewesenen Uterus eine kraniale Reichweite, die sich bis in Höhe des Kranialrandes des ventralen Zwischenhornbandes erstrecken kann, das es an Stärke (Muskelhaltigkeit) sogar übertrifft. Die geringer vorhandene Oberfläche zwingt es gleichfalls zur Faltenbildung, die sich jedoch gemäß seiner queren Faserverlaufsrichtung in Querfalten ausdrückt. Die Faserverlaufsrichtung ist jedenfalls ein Grund hierfür. Ein weiterer ist darin zu suchen, daß die kranio-kaudale Verkürzung die bilaterale Zusammenschiebung überwiegt; denn hier wirkt nicht, wie am Horn, eine sich quer zur Längsrichtung kontrahierende darunterliegende Ringsmuskulatur direkt auf die Längsmuskulatur ein, sondern die Hornverkürzung befreit die Zwischenhornbänder von ihrer Funktion, sich an der Hornwand zu beteiligen. Das hierdurch topographisch wiedererstandene Lig. intercornuale unterliegt danach nur der Einwirkung seitens der die Hörner bedeckenden Uteruslängsmuskulatur, von der es gebildet wird. Und deren Kontraktion führt zu seiner Raffung der Quere nach.

Die wenigen Muskelbündel, die das Str. vasculosum intercornuale durchziehen, verlängern sich während der Schwangerschaft ebenfalls, bleiben aber funktionell von völlig untergeordneter Bedeutung. Sie werden zwischen den Hörnern gewissermassen plattgedrückt. Wichtig ist jedoch die Gesamtveränderung

des Raumes, den sie durchziehen. Am hochschwangeren Uterus ist dieses Muskulatur, Gefäße und Nerven führende Zwischenhornbindegewebslager nämlich zu einem Zellgewebe im Sinne der Bedeutung der alten Bezeichnung des Unterhautzellgewebes geworden, indem es einen riesigen einheitlichen Spaltraum zwischen den beiden aneinanderliegenden Medialwänden beider Hörner bildet, der die Hörner auch hier, am Parallelabschnitt, praktisch isoliert. Nur wenige dünne Muskel- und Bindegewebshäutchen durchziehen ihn. Die Ablehnung eines „Septums“ erfährt auch von hier aus seine besondere Berechtigung.

Die ventrale Uteruslängsmuskulatur vereinigt sich, wie ausgeführt, an der medialen Wand der freien Hornteile mit der dorsalen Uteruslängsmuskulatur, worüber nichts Besonderes mehr anzuführen ist. Auch die kranialsten, zum Lig. intercornuale ventrale vereinigten rein ventralen Anteile bieten gegenüber dem dorsalen Zwischenhornband nur den Unterschied der schwächeren Muskularisation und nichterfolgenden postnatalen Querfaltenbildung. Sonst teilen sie das Schicksal der genannten Verlagerung und Rückverlagerung mit dem dorsalen Band. Dasselbe trifft für jene Bündel zu, die ins Str. vasculosum intercornuale strahlen.

Die kaudal weiterziehenden Anteile der ventralen Uteruslängsmuskulatur sollen in präzervikale und zervikale unterteilt werden. Die präzervikalen stellen einzelne längsverlaufende Bündel dar, die bei weitem nicht imstande sind, die ventrale Wandfläche des Parallelabschnittes der Hörner und die des Körpers zu bedecken. Sie liegen auch nicht analog den Muskelfasern der Dorsalplatte unmittelbar subserös, sondern ziehen der Länge nach mitten durch das Str. vasculosum und gewinnen, in kaudalem Verlauf zunehmend tiefer liegend, in Höhe der Basis der Orificiumfalte Anschluß an die zervikale ventrale Längsmuskulatur, die hier eine geschlossene muskulöse Ventralplatte bildet. Während der Schwangerschaft verstärken sich auch diese präzervikalen ventralen Längsbündel, jedoch so, daß graduelle Unterschiede festzustellen sind. Im Falle deutlicherer Verstärkung findet man sie als einige (1—6) isolierte platte Muskelbänder von etwa 1 cm Breite und 2 mm Dicke, nicht unähnlich der Form des N. ischiadicus des Rindes. Diese Bänder stellen eine kürzeste Verbindung zwischen einer Stelle der ventralen Kontur des mittleren Hornabschnittes meist nahe dem Eileiterabschnitt und dem kranialsten Punkt der zervikalen ventralen Längsmuskulatur in Höhe der Cervix-Corpus-

Grenze dar. Insgesamt wirken diese oft nur in Einzahl pro Horn vorkommenden platten Muskelbänder wie verloren in der Gefäßschicht, worin ihre geringe funktionelle Bedeutung gleichsam eingeschlossen ist. Dieselben Bedingungen, die an der dorsalen konvexen Hornkontur zur bandstreifenartigen Verstärkung der dorsalen Uteruslängsmuskulatur führten, gestatten und erklären zugleich diese schwächere Ausbildung der Längsmuskelkomponente an der ventralen konkaven Hornkontur.

Als Einfügung sei kurz erwähnt, daß diesen Muskelbändern parallel zuweilen ein gut ausgebildeter Gartnerscher Gang als weißes, rundes und lumenhaltiges Röhrchen von 1—2 mm Gesamtdicke verläuft. Er kann hier aber auch, was häufiger der Fall ist, fehlen, während er seitlich außen in oder an der Ringsmuskulatur der Cervix recht regelmäßig vorkommt, wenn auch wiederum häufig einseitig und als kugelförmige Reste in Ein- oder Mehrzahl. Bergschicker und Röder werden durch diese Befunde bestätigt und ergänzt.

Die zervikale ventrale Uteruslängsmuskulatur zeigt ein topographisch besonderes Verhalten. Zunächst unterscheidet sie sich von der präzervikalen dadurch, daß sie eine zusammenhängende muskulöse Ventralplatte bildet, die zweifellos eine kraniale Fortsetzung der Vaginallängsmuskulatur darstellt, die in Höhe der Orificiumfalte in die beschriebenen präzervikalen Züge übergeht. Ihre Lage befindet sich fast unmittelbar außen-ventral an der Cervixringsmuskulatur, womit sie zwischen dieser und der Vasculosa liegt, das Str. vasculosum hier also die oberflächlichste Schicht bildet. Ihre Beziehungen zur Cervixringsmuskulatur sind dieselben wie die von der dorsalen Längsmuskulatur beschriebenen. Im Gegensatz zu jener hält sie jedoch ihre Lage bis zur Geburt inne.

Die mesometrale oder im Cervixbereich laterale Uteruslängsmuskulatur gewinnt nur an der Cervix größere Bedeutung, indem sie sich hier verstärkt und die seitlich verbleibende Lücke an Längszügen, die die Cervixringsmuskulatur umgeben, schließt. Ihre Beziehungen zur Ringsmuskulatur sind ähnliche wie die der dorsalen und ventralen Cervixlängsmuskulatur. Bezüglich der Beibehaltung ihrer Lage steht sie zwischen beiden, indem sie am Ende der Schwangerschaft in größerem Abstand als die ventrale, jedoch in kleinerem Abstand als die dorsale Längsmuskulatur von der Ringsmuskelschicht entfernt bleibt. Wenn man die dorsalen

und ventralen Längszüge entfernt, bleiben die seitlichen Züge stehen und verleihen dem Cervixquerschnitt ein queroval, zitronenförmiges Aussehen.

IV. Gesamtfunktionelle Betrachtung des Myometriums des Rindes

Die funktionelle Betrachtung des Myometriums des Rindes muß die Bedeutung der gerade in jüngster Zeit wieder in den Vordergrund getretenen biologischen Faktoren, die in besonderem Maße auf den Uterus einwirken, in Rechnung stellen, ehe sie mechanische Kräfte als Wirkungsursache annimmt bzw. für einen Erfolg verantwortlich macht. Zwar gilt nach wie vor, daß eine Konstruktion von aus Fasern aufgebautem Gewebe Schlüsse auf ihre Funktion zuläßt, aber streng genommen doch immer nur im Sinne der Wirkungsmöglichkeit, die außerdem je nach der Faserart gewebsbedingt ist und die erst dann zur Tatsächlichkeit wird, wenn alle übrigen Voraussetzungen passen.

Zwei hierher gehörige Beispiele mögen das erläutern.

1. Die pralle Schleimfüllung des fötalen und auch des Kalbsuterus ist sicher mit der Entwicklung der Anordnung der Ringmuskulatur in Zusammenhang zu bringen. Die Wandelemente des später nach Ausstoßung und Resorption des Schleimes zusammenfallenden Uteruslumens können nur aus diesem Grunde nach Befruchtung und Nidation und in den ersten Schwangerschaftswochen, in denen das Lumen von der Frucht noch keineswegs ausgefüllt wird, derart gerichtet wachsen, als ob der Brutraum ausgefüllt wäre. Die Ursache für dieses Wachstum ist biologischer Natur, wie die nervöshormonalen Einflüsse genannt werden, die Wirkung konstruktionsbedingt. Mechanische Kräfte, die diese Entwicklung — von biologischen Kräften stets begleitet — fortsetzen, treten erst auf, wenn das Ei die Brutraumwand allseitig berührt und von gewisser Schwere wird.

2. Im Cervixkanal wird die Rolle des Eies in etwa vom Cervixschleim übernommen, die Verhältnisse ähneln also embryonalen Gegebenheiten. Das gilt aber nur für das Wachstum der Cervix, das mit der vermehrten Schleimbildung einhergeht. Ihre Eröffnung hingegen rein mechanisch anzugehen, verbieten die geburtshilflichen Erfahrungen besonders beim Rind. Noch so langdauernde und heftige Wehen brauchen nicht zur Eröffnung zu führen. Die auch beim Weibe und allen Haussäugetierarten bekannte Eröffnungsbereitschaft muß vorhanden sein, die beim Rind chemischer und baulicher Natur ist. Welche Widerstände außerdem, nach vorhandener Bereitschaft, noch überwunden werden müssen, ist dann erst Sache des Verständnisses der mechanischen Kräfte und des Substrates, an dem sie ablaufen.

Von welcher entscheidenden Bedeutung das Substrat für die funktionell-anatomische Betrachtung ist, sollen, ehe in das eigent-

liche Thema dieses Abschnittes eingetreten wird, folgende Ausführungen andeuten.

Von den fünf Hauptgewebsarten Blut-, Nerven-, Epithel-, Binde- und Muskelgewebe sind vor allem die drei letztgenannten Gegenstand von Untersuchungen mit funktionell-anatomischer Fragestellung gewesen. Bei Drüsenepithelien z. B. betreffen die funktionellen Aussagen das Schicksal der einzelnen Zellen in ihren Leistungsstadien und deren morphologisch-registrierbaren Erscheinungen. Mechanische Gesichtspunkte treten fast völlig zurück oder werden bei der Sekretabführung evtl. bedeutsam. Die Deckepithelien wiederum können, wie z. B. am Hufhorn des Pferdes, den Gesetzen von Druck und Zug fast in einem Ausmaß gchorchen, denen sonst nur der Knochen unterworfen ist. Hier wie an den meisten Bindegewebsarten spielt das mechanische Geschehen die Hauptrolle. Das Muskelgewebe schließlich schafft zwar den Zug, auf dessen Beanspruchung das zugübertragende Bindegewebe gebaut ist, antwortet aber seinerseits auf passive Zugbeanspruchung mit Defekten, wenn man davon absieht, daß es bei der quergestreiften Muskulatur i. d. R. ausreichend mit bindegewebigen Elementen zu einem funktionellen System vereinigt ist, die es hiervor schützen. Die glatte Muskulatur stellt ein auf mechanische Einflüsse in besonderer Art reagierendes Gewebe dar. Es beantwortet diese Einflüsse durch seine weitgehende nervöse Automatie (intramurales Nervensystem an Hohlorganen) und seine engen Beziehungen zum nervös-hormonalen Geschehen in ihm eigener Weise, und zwar je nach Lage der Gesamtsituation mit Hypertrophie, Hyperplasie und Atrophie. Durch Wachstum versucht die glatte Muskelfaser allen an sie herantretenden Aufgaben gerecht zu werden, sofern ihre Eigenverlängerung durch Tonusabfall und — bei Vernetzungen — verhältnismäßig geringgradig mögliche Verschiebungen nicht ausreicht.

Der Uterus gibt hierfür ein besonderes Beispiel. Solange sich seine Muskelfasern auf dem Weg zur Arbeitsstellung befinden, läßt ihre Abhängigkeit von biologischen Faktoren einfach nicht zu, aus ihrer spezifischen Anordnung eine Bewältigung dieses Weges zu lesen. Wenn Wieloch am weiblichen Uterus mit verhältnismäßig wenig Druck post partum eine Brutraumwiedervergrößerung erzielen konnte, die derjenigen unmittelbar ante partem nur wenig nachstand, dann geht es meines Erachtens nicht an, diese Tatsache zur Grundlage eines Beweises dafür heranzuziehen, daß nur eine Verschiebekonstruktion diesem Vorgang gerecht werden könne, „da eine so maximale Dehnung der Wand bei so geringem Druck wohl ausgeschlossen sei“ (Goerttler). Hoepke nimmt ebenfalls Verschiebevorgänge an. Das Wachstum ist dabei aber nicht in Rechnung gestellt. Nach Knäus messen die Muskelfasern vor der Geburt durchschnittlich

375 \times 5 μ , nach der Geburt 70 \times 25 μ , d. h. die langen und schlanken Fasern haben sich, nachdem sie zu dieser Länge ausgewachsen waren, verkürzt und ungewöhnlich verdickt. Offenbar genügt nun ein niederer Druck zur Rückverlängerung dieser Fasern etwa durch Überwindung ihres Tonus. Dabei braucht weder eine größere Zugspannung (Dehnung) noch ein Verschiebevorgang beteiligt zu sein. Gegen Verschiebungen, wie sie in anderer Weise Bumm auch beim Kontraktionsvorgang annahm, wendet sich in jüngster Zeit Knaus mit den Worten: „Ein muskulöses Organ, das zu solch einer Kraftentfaltung berufen ist wie der wehenbereite Uterus, muß ein zugfestes (wohl im Sinne von ‚zugstarkes‘, d. Verf.), unverschiebliches Gefüge seiner Aufbauelemente besitzen.“

Obwohl es beim menschlichen Uterus z. B. im Isthmusgebiet zu merklichen Verschiebungen kommt, die der axialen Brutraumverlängerung dienen, muß hiervon doch jene Verschiebung unterschieden werden, die zur radiären Brutraumvergrößerung führen soll. Gegen eine axiale Verlängerung einer flachgängigen und sich nicht verlängernden Muskelschraube und ihre dadurch bedingte Steilerstellung ist nichts einzuwenden. Aber schon bei ihrer Kontraktion ist es nicht möglich, sie mit „dem Aufziehen und gleichzeitigen Aufwickeln einer Ankerkette“ (Goerttler) zu vergleichen; denn sie kann vorher ihrer topographischen Gebundenheit wegen niemals „abgewickelt“ worden sein. Nicht einmal ihre Aufbiegung zum Zwecke ihrer radiären Erweiterung ist möglich, wie zur Veranschaulichung der Radiusvergrößerung einer Muskelschraube überhaupt sowohl undehnbares als auch sich durch Wachstum nicht verlängern könnendes Material, wie es Drahtspirale und Ankerkette darstellen, zum Vergleich nicht zuständig ist. Selbst dehnbares Material ist nur bedingt vergleichs- tauglich. Erschlaffung und Kontraktion mögen mit der elastischen Verlängerung und Wiederverkürzung eines Gummifadens verglichen werden. Die Verlängerung der Muskelfaser durch Wachstum über ihre Erschlaffungslänge hinaus ist nicht einmal mit einem durch Einflicken eines zusätzlichen Fadenstückes verlängerten Gummifadens vergleichbar; denn nach der Zusammenziehung bleibt der Gummifaden um das angeflickte Stück länger, während die Muskelfaser den durch Wachstum bedingten Verlängerungsbetrag durch zusätzliche Kontraktion kompensieren kann. Man kann es kurz so ausdrücken, daß seitliche Verschie-

bungen möglich, Längsverschiebungen aber nicht möglich sind. Bei der Radiusvergrößerung einer flachgängigen Muskelschraube ist daher wie beim Kreismuskel Längenzunahme zu fordern, die je nach der zu erreichenden Arbeitsstellung durch Hypertrophie oder, zusätzlich, durch Hyperplasie vonstatten geht und gehen muß. Das aber sollte mit dieser Vorbemerkung angedeutet werden, der nun noch hinzuzufügen ist, daß das „Wie“ des Einbaus von hyperplastischen Zusatzmuskelfasern speziellen Untersuchungen vorbehalten bleiben soll und darf mit folgender Begründung: Das unter IIA 5 hierüber Gesagte basiert in ersten Befunden hierzu, zu deren Widerlegung oder Bestätigung die Arbeiten Stievers für den menschlichen Uterus manches sagen. Diese nach Stievers Angaben in jahrelangen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse für das Rind zu bestätigen und fortzusetzen, erfordert eine Beschränkung nur auf diese Aufgabe.

A. Der Rinderuterus als Tragsack bzw. Fruchthalter während der Schwangerschaft

1. Die Brutraumvergrößerung während der Schwangerschaft

Die Brutraumvergrößerung und ihre myometralen Entsprechungen sind in Einzelvorgängen zum Teil abgehandelt worden. Die Hauptveränderungen laufen hierzu an Teilen des trächtigen Hornes und dem Körper ab, die wegen der in ihnen stattfindenden Entwicklung der Frucht — für den Körper gilt das weniger — den Fruchtbrutraum bilden. Am nichtträchtigen Horn als (zusätzlichem) Ernährungsbrutraum sind dieselben Veränderungen, nur in geringerem Grade, festzustellen, und beide, Frucht- und Ernährungsbrutraum, bilden eine wenn auch komplizierte Einheit.

Der Eileiterabschnitt der Hörner, dem als Eileiter-Uterus-Grenze keine besonderen Untersuchungen gewidmet wurden, vergrößert sich nur unbedeutend gegenüber dem nicht schwangeren Zustand und erfährt daher kaum Formveränderungen. Solche betreffen jedoch den vornehmlich interessierenden Fruchtbrutraum in vom Eileiterabschnitt kaudal zunehmendem Maße, indem der Mittel- und Parallelabschnitt der Hörner so wie auch der Uteruskörper sich konisch erweitern und gegen die Cervix ebenso, nur unvermittelt, verengern. Götz e beschreibt das mit den Worten: „Die Ausweitung der Gebärmutterhörner erfolgt vorwiegend in der

großen Kurvatur, während die Hornspitzen seitlich und weit nach kaudal untergekrümmt sind.“ Dadurch, daß das Zentrum der Hornspitzenschnecke den kranialen und die Cervix den kaudalen Verankerungspunkt des am Mesometrium aufgehängten Uterus bilden, überschlägt sich der an Größe stets zunehmende Brutraum gewissermaßen nach vorne-unten entweder in die Schürze des großen Netzes hinein oder aber an diesem vorbei in Richtung auf die ventrale Bauchwand. Die Längenzunahme bewirkt hierbei, daß die genannten beiden Aufhängepunkte sich scheinbar einander nähern, so daß der gesamte Uterus einer gekrümmten Wurst, deren beide Enden sich fast berühren, nicht unähnlich sieht. Vom Pecten ossis pubis aus gesehen wirkt er wie ein über den Rand dieses Kammes nach unten hängender Sack, während bekanntlich der erigierte nicht schwangere Uterus auf dem Schambein liegt und dort unter der Hand des rektal Untersuchenden versammelt palpierbar ist. An das Verschieben beider Lamellen des Mesometriums (s. S. 280) während dieser Fruchthalterverlagerung sei hier nur erinnert.

Da nun am Rinderuterus beide Muskulaturen, das Archimyometrium und die Serosenmuskulatur, dem „primitiven“ Verhalten entsprechend noch weitgehend selbständig geblieben sind, was vor allen in ihrer verschiedenen Faserverlaufsrichtung zum Ausdruck kommt, ergibt ihre gemeinsame Betrachtung nur anlässlich ihrer gemeinsamen Aktion beim Geburtsvorgang neue Gesichtspunkte. In ihre Arbeitsstellung begeben sich beide so gut wie unabhängig voneinander, wie es beschrieben wurde. Von diesem Vorgang soll hier nur das wiederholt werden, was zugleich mit anderen Fragen in Beziehung steht, die gelegentlich der Beschreibung nicht diskutiert werden konnten, weil sie zu weit vom Thema abgeführt hätten.

De Snoo unterscheidet aperistaltische und peristaltische Uteri. Der Uterus simplex ist aperistaltisch, der Uterus bicornis peristaltisch. Beide gehen nicht auseinander hervor, sondern haben als gemeinsame Wurzel die paarigen Müllerschen Gänge. Diese Auffassung steht im Einklang mit der allgemeinen Wandlung innerhalb der Theorien über das Abstammungsgeschehen, wodurch die Bedeutung des „Primitiven“ in anderem Lichte erscheint. Danach ist nämlich nicht eine Form aus der anderen zu erklären, sondern mehrere Formen werden auf eine gemeinsame meist hypothetische Ahnform zurückgeführt. Am Uterus erklärt heißt das, daß beide Uterustypen sich grundsätzlich voneinander unterscheiden und ihre Aufgaben abweichend voneinander lösen. So bewahrt der peristaltische Typus auch dann seine Typik, wenn er unipar geworden

ist wie der i. d. R. unipare aperistaltische Typus. Obwohl er fast wie der Uterus simplex einen konzentrisch-einheitlichen Druck zum Zwecke der Fruchtaustreibung erzeugen muß, bleibt er bei seinen Baumerkmalen der zweischichtigen Muskelwand. Die Uniparität beider Typen stellt eine Funktionskonvergenz an homologisierbaren Abschnitten der Müllerschen Gänge dar, die an beiden sich aus diesen Gängen zu verschiedenen Typen entwickelten Uteri z. T. keine homologen Entsprechungen besitzen. Für den Vergleich des menschlichen Uteruskörpers mit dem des Rindes wirkt sich das dahingehend aus, daß die baulichen Unterschiede beider Organe trotz begrenzter homologischer Vergleichbarkeit nicht gestatten, mit Randolph (s. S. 209 u. 248) das menschliche untere Uterinsegment mit dem Corpus des Rinderuterus zu vergleichen.

Goerttler hat in überzeugender Weise dargetan, daß beim menschlichen Uterus im Isthmusgebiet im Verlaufe der Schwangerschaft die flachschraubige einheitliche Ringsmuskulatur im Zuge der axialen Verlängerung des Brutraumes eine Verschiebung (Umlagerung) in die Längsrichtung erfährt. Beim Rinde bleibt im Corpusgebiet die flachschraubige Anordnung der Ringsmuskulatur trotz axialer Brutraumverlängerung wie am Horn erhalten. Beim Menschen gehen also axiale Verlängerung und Hebung der Außenenden der Muskelschrauben, oder was dasselbe ist, deren Steilerstellung miteinander einher, während beim Rind derselbe Vorgang der Brutraumverlängerung durch Längenzunahme der Muskelschraube ohne Änderung der Ganghöhe erfolgt. Das ist nur möglich, wenn die von beiden Muskelschrauben gebildeten Muskelmaschen durch Verlängerung der Maschenkanten und damit ihrer Diagonalen die Beibehaltung der Maschenwinkel gestatten bzw. sogar eine Winkelverkleinerung vertragen, wie es die Befunde zeigen. Dadurch wird beim Rind kein Cervixanteil, wie ihn das untere Uterinsegment des Menschen darstellt, in den Brutraum einbezogen, sondern Hörner und Körper bilden im Verlauf der gesamten Schwangerschaft den Brutraum, so daß beim Rinde nicht die geringste Entsprechung zum menschlichen unteren Uterinsegment besteht. Was de Bruin mit einem unteren Uterinsegment des Rinderuterus meint, konnte ich nicht in Erfahrung bringen. Höchstwahrscheinlich bedeutet es eine rein topographische Bezeichnung, die ohne Berücksichtigung der vergleichend-anatomischen Methode vom menschlichen Uterus übernommen wurde.

Von Interesse sind hier jedoch Angaben über die Stellungsänderung der Kotyledonen (Oppermann, Richter). Diese

vorwiegend ovalen Gebilde stehen an der nicht- und früh-schwangeren Brutraumwand mit ihrem Längsdurchmesser parallel zur Hornlängsachse, um sich im weiteren Verlauf der Schwangerschaft um 90° zu drehen und sich quer zu stellen. Eine Erklärung hierfür ist nicht versucht worden und zureichend dürfte sie auch nicht möglich sein ohne Kenntnis des Verhaltens der zahlreichen in sie hineinziehenden Gefäße. Vom Verhalten der Ringsmuskulatur aus aber ist diese Stellungsänderung bemerkenswert. Von einer „Drehung“ darf allerdings nur mit Vorsicht gesprochen werden; denn die durchschnittlich haselnußgroßen und kleineren Kotyledonen wachsen als Plazentome oft bis zur Größe einer Männerfaust und können bei ovaler Gestalt auch in diese Gestalt hineinwachsen. Darüber stehen Untersuchungen noch aus. Der Stiel aber erhält die Gestalt einer Gekröseplatte. In seine Basis treten Gefäße ein, die aus mehreren spindelförmigen Lücken, jenen Ringsmuskelbündelmaschen, an die innere Oberfläche der Ringsmuskulatur gelangen. Wenn deren lange Diagonalen, die quer zur Hornlängsachse liegen, wachsen, wächst auch der Abstand der sie radiär durchziehenden Gefäße voneinander, so daß, was vordem auf engerem Raume versammelt war, nun auf die verlängerte Zirkumferenz des radiär erweiterten Brutraumes und seiner Wandung verteilt wird. Entsprechend der gegenüber der axialen Verlängerung größeren radiären Erweiterung des Brutraumes wird die der Brutraumwand verhaftete Basis der Plazentomstiele sich in die Querstellung hinein-„drehen“ oder mit ihr wachsen. Die Plazentomstiele können damit zur Erhärtung des Vorganges, der als „Einstellunggehen“ der „Ringsmuskulatur“ bezeichnet und beschrieben wurde, herangezogen werden. Darüber hinaus weisen sie auf die Beziehungen, die zwischen dem intermuskulären Bindegewebe und den kollagenen Elementen der Spongiosa der Uterusschleimhaut wie auch der Uterindrüsen in dieser Schicht bestehen, in bestimmter Weise hin. Auch diese Untersuchungen stehen noch aus.

Die Verlängerung der Längsmuskulatur und die Umlagerung ihrer das Zwischenhornband bildenden Teile bedeutet ein Einstellunggehen dieser Muskulatur, die wiederum nur für die Form des Rinderuterus und seine Geburtsleistung Schlüsse zuläßt. Die dorsale Längsmuskulatur nimmt auf diese Weise gewissermaßen den gesamten Brutraum von dorsal und seitlich unter ihre Fittiche und gestaltet ihn zu einem einheitlichen Körper. Vom Kranialende

des trächtigen Hornes strahlt sie außer über dieses Horn über das Str. vasculosum intercornuale und das nichtträchtige Horn hinweg kaudal in die Cervixlängsmuskulatur und sendet Abstrahlungen in die Cervixquerfalten. Besonders interessant und hierhergehörig ist dabei ihr Umbiegen in die Orificiumfalte, in die sie, von kranial kommend, mit kaudal konvexem Bogen rückläufig nach kranioventral, entsprechend der Stellung dieser Falte, hineinzieht. Die kraniale Konkavität dieses Bogens hilft das das Orificium uteri internum kaudal überragende Corpuslumen als Wandteil begrenzen. Die in diesem Raum befindlichen Eiteile werden damit von besonderer Bedeutung für die Kontraktionswirkung dieser Längsmuskulatur, wie bei Besprechung der Brutraumverkleinerung ausgeführt wird. Auf die als Sonderverstärkung aufzufassende Bandstreifenbildung der dorsalen Längsmuskulatur an der großen Krümmung des trächtigen Hornes wird dort ebenfalls noch eingegangen.

Die ventrale schwächere Längsmuskulatur zieht als einzelne flachbandförmige Bündel durch die Vasculosa. Nahe der Cervix verbreitern sie sich und gehen in die dortige ventrale Längsmuskelplatte über. Desgleichen ziehen sie wie die dorsale Längsmuskulatur in die Orificiumfalte und die übrigen Cervixquerfalten.

2. Der Brutraumverschluß während der Schwangerschaft

Die Cervix als Brutraumverschluß zeigt rein formal beim Rinde Besonderheiten, denen zahlreiche Untersuchungen gewidmet wurden (s. a. Preuß). Funktionell werden ihre topographischen Veränderungen und vor allem ihre baulichen Daten und Veränderungen vor und während der Schwangerschaft von Bedeutung. Ihrer Biomechanik während der Brunst wurde gedacht (S. 251 ff.) und soll hier nicht wiederholt werden.

Zur Topographie ist zu sagen, daß die Cervix bei Nichtträchtigkeit horizontal auf dem Kranialende des Beckenbodens liegt. Um die Mitte der Schwangerschaft gelangt sie über den Schambeinkamm kranial hinaus und nimmt eine vertikale Lage ein, die sie gegen Ende der Schwangerschaft wieder zugunsten der vorherigen Lage verläßt. Für diese Ortveränderungen können hinwegs Wachstumsverlängerung der breiten Mutterbänder sowie Zug durch die zunehmende Schwere der wachsenden Frucht, rückwegs weiteres

Wachstum der die ventrale Bauchwand erreicht habenden Frucht und ihres Brutraumes sowie langsamer Tonusanstieg der Mutterbandmuskulatur verantwortlich gemacht werden.

Baulich nehmen sämtliche muskulösen, bindegewebigen und epithelialen Elemente erheblich an Masse zu, so daß das Lumen gegen Ende der Schwangerschaft seinen Durchmesser verdreifacht und seine Längsachse verdoppelt hat. Seine Verschlusssicherheit ist trotzdem gewährleistet, dürfte aber mehr als durch mechanische, in den Cervixwandelementen zu suchenden Kräften darin begründet liegen, daß einmal keine Eröffnungsbereitschaft nervös-hormonaler Natur vorliegt und zum andern keine mechanisch eröffnenden Kräfte seitens der Brutraumwandung in Form von Wehen vorhanden sind. Die im Verhalten der Cervixwandelemente mögliche Ausdeutung im Sinne einer Verschlusssicherung stellen in Wirklichkeit Vorbereitungen zur Eröffnung dar. So bedeutet der stark vermehrte und überaus zähklebrige Cervixschleim zwar zweifellos einen physikalisch-chemischen Verschuß und Schutz, nicht aber ein ernstliches Hindernis für den vorangehenden Eiteil. Desgleichen ist von den mächtig verlängerten Schleimhautlängsfalten kein ernstlicher Widerstand für die passierende Frucht zu erwarten.

Von besonderer eröffnungs vorbereitender Bedeutung werden die Veränderungen der außenwärts vom Epithel befindlichen Cervixwandteile. Das propriäre Cervixgewebe erscheint in demselben Maße vermindert, wie das intermuskuläre Cervixgewebe und die Ringsmuskulatur an Masse zugenommen haben. Aber nicht nur die Massenzunahme dieser beiden Wandteile ist wesentlich, sondern es findet auch eine Umwandlung und Umordnung dieser Anteile statt, die nur als Demaskierung ihres konstruktiven Baues aufgefaßt werden können. Die Umwandlung bezieht sich auf das Cervixgewebe, dessen Dichte sich auflockert. Die „Umordnung“ betrifft die Ringsmuskulatur, die bis etwa vier Wochen vor der Geburt eine flache Doppelschraube beiderlei Drehsinnes darstellt, die dann aber eine Aufblätterung erkennen läßt, die im Querschnitt und räumlich dem Prinzip einer kulissenartigen Staffellung nach Art von Kohlblättern folgt. Auf die Mechanik dieser Anordnung wie auch der übrigen Cervixwandteile wurde hingewiesen. Hier sei wiederholend nur erwähnt, daß die Ringsmuskellamellen mit ihren Außenenden seitlich und dorsal in die vermehrte Vasculosa hineinstrahlen, während sie ventral und

auch seitlich räumlich engere Beziehungen zur dortigen ventralen und lateralen Cervixlängsmuskulatur aufrechterhalten. Der Weg der radiären Halskanalerweiterung ist demnach in diese beiden Richtungen vorgezeichnet. Die dorsale und ventrale Längsmuskelplatte schließlich ist in oberflächenparallele Lamellen zerteilt, deren innere Schichten von kranial nach kaudal nacheinander und durcheinander (Abb. 2) gegen die Ringsmuskulatur abbiegen, während die oberflächlichen Lagen sich nach denselben beiden Richtungen kontinuierlich in die corpus-cornuale bzw. vaginale Längsmuskulatur fortsetzen.

B. Der Rinderuterus als Gebärmuskel unter der Geburt

1. Die Brutraumverkleinerung

Das Rind ist überwiegend unipar. Diese Uniparität wird hinsichtlich der Funktion der Brutraumverkleinerung auch dann gewahrt, wenn beide Hörner zugleich trächtig sind selbst dann, wenn die Zahl der Früchte über zwei hinausgeht. Nie wird der Brutraum bzw. werden die beiden Bruträume wie beim multiparen Schwein und Fleischfresser in hintereinander gelegene und voneinander durch Engen abgeteilte Bruträume zerlegt. Die Brutraumverkleinerung des Rindes erfolgt demnach stets durch Beteiligung aller myometralen Elemente unabhängig davon, ob deutlich oder undeutlich eine peristaltisch fortschreitende Kontraktionswelle auftritt. Der unipare peristaltische Uterus unterscheidet sich diesbezüglich vom aperistaltischen höchstens dadurch, daß beim aperistaltischen Uterus simplex Kontraktion und Erschlaffung wechseln, während beim Rinde z. B. die Kontraktionsleistung von einer Halteleistung der kranialen Abschnitte oder von einer Erschlaffung abgelöst wird. Sicher aber muß von einer Halteleistung, jener der glatten Muskulatur eigenen tonische Sperrung, auch beim aperistaltischen Uterus gesprochen werden, so daß die Unterschiede sich verwischen. Die Einwirkung auf einen Brutraum ist gegeben, und dabei kann es sich kein Wandteil leisten, sich auszuschließen, weil er dann allen Druck auffangen müßte, dem er nicht gewachsen wäre.

Im folgenden wird der Regelfall der Uniparität im Sinne einer einhörnigen Trächtigkeit angenommen. Auf die überragende Bedeutung der Bauchpresse (de Bruin) bei der Fruchtaustreibung wird nicht eingegangen, bzw. wird sie vorausgesetzt. Nach den

Ausführungen über das Instellengehen der Rings- und Längsmuskulatur kann die Brutraumverkleinerung nur so vor sich gehen, daß die Ringsmuskulatur überwiegend die radiäre Verengerung, die Längsmuskulatur dagegen die longitudinale Verkürzung des Brutraumes durch Kontraktion bewirkt. Eine longi-



Abb. 36. Erigierte Gebärmutter des Rindes, einen Tag post partum. Umzeichnung einer Photographie von Servatius

Die Ringsmuskulatur des trächtigen (TR) und nichtträchtigen (tr) Hornes ist zum Teil freigelegt.
! Längsmuskulatur

itudinale Verkürzungskomponente kommt jedoch auch der Ringsmuskulatur zu, da trotz Verkleinerung der Ganghöhe ihrer Schrauben gemäß Abb. 9 weniger Maschen auf eine Flächeneinheit der maximal vergrößerten Brutraumwandung kommen als vor der Brutraumvergrößerung. Das nichtträchtige Horn muß hierbei mitmachen, um die Frucht cervixwärts zu leiten. Der dorsalen Uteruslängsmuskulatur kommt dabei dadurch, daß sie für beide Hörner eine einheitliche dorsale Hülle bildet, das Amt zu, diese Aufgabe des nichtträchtigen Hornes bewältigen zu helfen. Außerdem obliegt ihrer bandstreifenartigen Verstärkung an der

dorsalen Hornkontur eine erhöhte Kontraktionsleistung, die einen Leerlauf der Kontraktionswelle im Kreise verhindert, wie er bei einem wurstähnlich zusammengekrümmten und in dieser Krümmung festgehaltenen Muskelrohr droht. Die ähnliche Krümmung des Pferdemagens ist z. B. als ein Grund für das Unvermögen des Erbrechens dieser Tiere bekannt. In der Geburtshilfe beim Weibe wird der drohenden ventralen Vorwölbung der Uteruswand bei schwachen Bauchdecken durch manuelle Hilfeleistung bzw., wie es nach Werboff in Rußland geübt wird, durch einen zu diesem Zweck konstruierten Gurtapparat begegnet.

Welcher Überschuß an Ringsmuskulatur, auf die Längsachse bezogen, vorhanden ist, beweist der frühpuerperale Uterus nach Präparat und Abbildung von Servatius (Abb. 36). Die dort vorhandene Raffung und Querfaltenbildung der Ringsmuskulatur erhält sich im erigierten Zustand auch nach Entfernung der Längsmuskulatur und der Vasculosa samt den in ihr vorhandenen Ringsmuskelteilen. Das ist ein Beweis dafür, daß ihre Kontraktion tatsächlich auch zur axialen Verkürzung führt.

Dennoch leistet die Hauptarbeit bei der axialen Verkürzung die Längsmuskulatur, und sie ist es auch, die auf die Umgestaltung des Brutraumverschlusses zum Geburtsweg Einfluß nimmt, worüber anschließend ausgeführt wird.

2. Der Brutraumverschluß als Geburtsweg

Die Cervix kann, da wegen der „kurzen Zeitspanne der Geburtsbereitschaft“ (Götze) Wachstumsvorgänge im Eröffnungsstadium auszuschließen sind, bei immer wieder vorauszusetzender Eröffnungsbereitschaft nur durch Druck von innen oder durch Zug von außen radiär erweitert werden. Alle Wachstumsvorgänge bis zu diesem Zeitpunkt kommen ihr dabei natürlich zugute, ja, sie können nur als zu diesem Zweck erfolgt aufgefaßt werden. Da bei der Umwandlung des Brutraumverschlusses zum Geburtsweg allein diese radiäre Vergrößerung des Halskanallumens ausschlaggebend ist, kann eine longitudinale Verkürzung oder Verlängerung nur von untergeordneter Bedeutung sein und in dieser Betrachtung vernachlässigt werden.

Der Binnendruck ist durch Vorblase und Frucht, die ihrerseits unter Druck gesetzt werden, der Außenzug durch die Längsmuskulatur gegeben. Neben diesen die radiäre Halskanallumenerweiterung bewirkenden Kräften sind die diese Erweiterung

gestattenden Substrate und deren Anordnung zu unterscheiden. Sie seien übersichtshalber teils nacheinander, teils miteinander besprochen, wobei die Betrachtung der Substrate oft nur Wiederholung sein kann. Alle sie darstellenden Cervixwandelemente mögen hierzu als *Passiva* aufgefaßt werden.

Die Schleimhautlängsfalten werden zum Teil durch die Fruchtwalze umgebogen, teils beteiligen sie sich an der radiären Lumenerweiterung. Die beiseite gedrückten Anteile sind die apikalen oder antibasialen Längsfaltenteile, die gegenüber den basalen weit über die Hälfte der Faltengesamthöhe ausmachen. Daß sie nicht zur radiären Lumenerweiterung aufgebraucht werden, ist einmal an einer einfachen überschlägigen Berechnung zu erkennen. Die etwa 30 größeren Falten haben eine durchschnittliche Höhe von 2 cm; ihre Streckung würde eine Zirkumferenz von $30 \text{ mal } 4 = 120 \text{ cm}$ ergeben und damit die benötigte Weite um etwa das Doppelte überschreiten. Zum andern habe ich durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. Götze, wofür ihm an dieser Stelle besonders gedankt sei, Gelegenheit gehabt, unmittelbar postnatal Palpationen des Halskanallumens vorzunehmen. Dabei konnte ich an der sich sammetweich anfühlenden Cervixwand wiederholt gestielte papillomartige Anhängsel feststellen, die zuweilen ohne besondere Kraftanstrengung in der Hand verblieben und blutverquollene Schleimhauttrümmer darstellten. An späteren fixierten puerperalen Cervices waren ebensolche Gebilde unschwer nachzuweisen, wovon auf eines in Abb. 37 hingewiesen ist. Eine besondere Aufgabe kommt diesen umgebogenen Längsfalten noch dadurch zu, daß sie die S. 275 genannten Reserveschleimkammern (Abb. 31 u. 32) abdecken und so die Schleimschmierung der Cervixwand regeln helfen, indem sie je nach Angriffsrichtung des Druckes seitens der Fruchtwalze diese Kammern entweder völlig verschließen oder deren Entleerung gestatten. Diese Funktion ist insofern bedeutsam, als es nachteilig wäre, wenn durch die vorangehenden Teile sämtlicher Schleim herausgepreßt würde und für die nachfolgenden Eiteile nichts mehr vorhanden wäre. Sie fraktionieren den Schleim dadurch mit demselben Erfolge, mit dem die Frucht Teile des Fruchtwassers zurückhält und wieder nachsickern läßt, je nach der ständig wechselnden mehr oder weniger hermetischen Abdichtung des Halskanalgeburtsweges.

Die basalen Längsfaltenanteile werden aufgespreizt (Abb. 39)



Abb. 37. Aufgeschnittene und ausgebreitete fixierte frühpuerperale Rindercervix. Innenansicht.
x papillomartig aufgedrücktes Schleimhautfältchen

und übernehmen dadurch die Schleimhautbedeckung der sich vergrößernden Innenwandoberfläche.

Das propriäre Cervixgewebe muß dieses Verstreichen der Längsfaltenblasen gestatten. In welcher Weise das geschieht, wurde im einzelnen nicht untersucht.

Das intermuskuläre Cervixgewebe ordnet sich zwischen den Kulissenlamellen der Ringsmuskulatur im wesentlichen nach Art neutraler Fasern, wie sie Feneis für den Skelettmuskel nachgewiesen hat. Seine Auflockerung bedeutet eine Entfesselung der Ringsmuskellamellen, die den Befunden zufolge offenbar von außen nach innen und von dorsal nach ventral erfolgt. Das Kernproblem der Eröffnungsbereitschaft scheint hier eine seiner Ursachen zu haben und ich bin weit entfernt zu behaupten, es gelöst zu haben. Hier ist noch übergenug analytisch-funktionelle Arbeit zu leisten, die ohne Hinzuziehung chemischer Gesichtspunkte meines Erachtens nicht erfolgreich sein kann. Auch klinische Erfahrungen und Experimente sind dabei mit Bevorzugung zu berücksichtigen, von der eröffnungsfördernden warmen Lendenpackung (Ellinger, Paimans, Pomayer) über die Warmwasserdusche (Oppermann) bis zu den neuesten hormonalen Versuchen z.B. von Aehnelt, Koppen, Moser, Spörri, Thesing, Thiele und anderen.

Bei der radiären Lumenerweiterung der Cervixringsmuskulatur sind, als Passivum aufgefaßt, zwei Vorgänge zu beschreiben: das

Auseinanderschieben der Lamellen und das Verstreichen der Cervixquerfalten. Betreffs der Lamellenverschiebung sei auf das bisher Gesagte (S. 258 ff.) verwiesen. Auf die Frage der Querfalten-einebnung ist hier jedoch näher einzugehen, und gleichzeitig soll zur postnatalen Neubildung dieser Falten einiges ausgeführt werden.

Noch 1890 werden die Querfalten in Kochs österr. Mtshft. 15, deren Referat in der Berliner Tierärztl. Wschrift desselben Jahres S. 207 mir ohne Nennung eines Verfassers zugänglich war, als seltenes Geburtshindernis benannt, das durch Spaltung mittels eines Bistouris behoben wurde. Repiquet berichtet 1891, daß er drei in der Schleimhaut sitzende harte fibröse Ringe durchschnitten habe. Die Querfalten waren offenbar als normale Gebilde nicht allgemein bekannt, und ihre Knorpelhärte war der wesentliche Inhalt der Aussagen über sie. Sie wurden dann als Schleimhautfalten beschrieben, deren Muskelhaltigkeit seit Ellenberger und Schmaltz bekannt war. Daß sie als echte Invaginationen der Ringsmuskulatur angesprochen worden sind, konnte ich nirgends herauslesen. Da es sich jedoch zweifellos so verhält — die muskulöse Grundlage dieser Falten ist weitgehend präparatorisch darstellbar —, und aus Unterscheidungsgründen, die das Typische beinhalten, erscheint mir die Benennung der Querfalten als Muskelfalten bzw. Muskelquerfalten und die Benennung der Längsfalten als Schleimhautfalten oder Schleimhautlängsfalten geeignet zu sein.

Die Muskelquerfalten der Rindercervix flachen sich nun — evtl. mit Ausnahme der Portiofalte (s. u.) — gegen Ende der Schwangerschaft ab und sind dadurch für die axiale Verlängerung der Cervix neben dem Wachstum der Muskulatur verantwortlich. Während der Eröffnung und Geburt werden sie dann bei genügender Bereitschaft des Cervixgewebes durch Binnendruck und Außenzug weiter abgeflacht und schließlich völlig eingeebnet. Die Portiofalte macht offenbar hier eine wenn auch nicht regelmäßige Ausnahme. Sie kann ebenfalls verstreichen, kann aber auch ohne Gefährdung der maximalen radiären Erweiterung ihres Halskanalabschnittes plattgewalzt und in die übrige schon weitgehend zur Vagina gehörige Wand eingepreßt werden. In diesem Sinne äußert sich Schmaltz, und gleichzeitig sind auch jene Abbildungen (Stoss) und Aussagen in geburtshilflichen Werken zu werten, die von der Möglichkeit sprechen, daß man unmittelbar post partum beim Eingehen mit Instrumenten auf die Portio achten müsse, da man sich hinter ihr im Fornix vaginae verfassen und Perforationen erzeugen könne. Andere Autoren wiederum erwähnen hierüber nichts. In Arbeiten über die menschliche

Portio sind gleichfalls beide Meinungen vertreten. Beim Rind sind nach meinen Präparaten von Uteri kurz vor der Geburt beide Möglichkeiten als wahrscheinlich herauszulesen und ich halte es für müßig, entgegen klinischen Erfahrungen allein aus anatomischen Daten ausschließlich Partei für eine Möglichkeit zu ergreifen. Die Kenntnis der Architektur zeigt meines Erachtens hier ihre Grenzen betreffs der Übersetzung in die Tatsächlichkeit, wenn es auch vielleicht möglich ist, nach Untersuchungen eines genügend großen Materials die eine Möglichkeit als Notfallfunktion zu begreifen.

Nach der Passage der Frucht kommt es nun im Zuge der Involutionsvorgänge auch zur Neubildung der Querfalten, und hier kann an Hand der Befunde an trächtig gewesenen Uteri nur geschlossen werden, daß diese keine hundertprozentige Wiederherstellung des status ante quo darstellt. Die Beanspruchung der Cervixwandteile überschreitet während der Fruchtpassage ganz offenbar häufig das Maß des Physiologischen aus verschiedenen Gründen, so daß die radiäre Verengung und axiale Verkürzung der Cervixringmuskulatur zwar gesetzmäßig, jedoch nicht immer harmonisch abläuft. Nur so ist erklärlich, daß die beim Kalbe zu beobachtende bedingte Regelmäßigkeit der Querfalten nach Zahl, Form und Stellung nicht gewahrt bleibt und es zu allen möglichen Abweichungen der Querfalten bezüglich dieser Daten kommt. Knopfförmige, halb längsgestellte und vermehrte Querfalten treten auf, und ich kann die genannten Autoren weitgehend bestätigen, unter Aufrechterhaltung meiner dort schon gegebenen Deutung der Unterschiede zwischen Kalb und trächtig gewesenen Kühen, indem ich die Cervixquerfalten der letztgenannten Altersklasse als von der Funktion gezeichnete Formen anspreche. Auf jeden Fall spielen Funktionszustände hierbei eine Rolle. Dazu mögen bei manchen Tieren erbliche Bedingungen, wie sie z. B. Hess in den Bereich des Möglichen rückt, vorliegen oder hinzukommen.

Die Vasculosa der Cervix ermöglicht auf besondere Weise die radiäre Erweiterung des Ringsmuskelrohres. Es wurde bisher ausgeführt, daß die Außenenden der Ringsmuskellamellen sich in sie fortsetzen und sie bei deren Verschiebung einmal mit Anteilen in das Ringsmuskelrohr einbezogen wird, zum anderen gleich einem von innen erweiterten Gummischwamm zusammengedrückt wird. Das wäre jedoch kaum in dem erforderlichen

Maße möglich, wenn das Str. vasculosum das Ringsmuskelrohr rundum umgäbe. In der besonderen Anordnung dieser Schicht nur seitlich und dorsal zwischen Rings- und Längsmuskulatur ist jedoch ein Weg vorgezeichnet, der die genannte Auffassung unterstützt. Es ist nämlich nicht so, daß die radiäre Cervixlumen-erweiterung konzentrisch um die feststehende Lumenlängsachse erfolgt, sondern die auf dem knöchernen Becken liegende ventrale

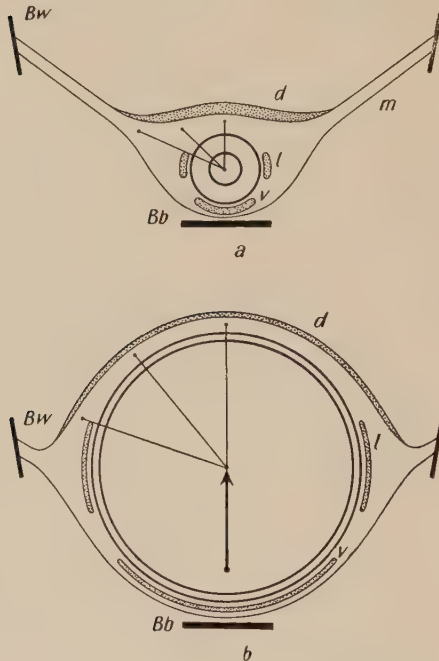


Abb. 38. Schemata zur Darstellung der Cervix in der Ruhelage (a) und während der Eröffnung bzw. der Geburt (b)

Bw Bauchwand; Bb Beckenboden; d dorsale, l laterale, v ventrale Längsmuskulatur; m Mesometrium. Der Pfeil weist auf die Dorsalverlagerung der Cervixachse hin

Cervixwand bleibt, da sie nicht ausweichen kann, am Orte, während die radiäre Erweiterung als Ausdehnung nach dorsal und lateral vor sich geht. Dadurch kann durch Einbeziehung parametralen Gewebes in Höhe der Cervix dieses zur Abdeckung der sich vergrößernden Oberfläche herangezogen werden, wie es in Abb. 38 a und b deutlich wird.

Dieselbe Abb. 38 zeigt auch, wie die ventrale und die laterale Längsmuskulatur hierbei quer zu ihrem Faserverlauf verbreitert werden, während die dorsale Längsmuskelplatte, immer als passiv sich verhaltend betrachtet, die ventral unter ihr liegenden Wandteile halbkreisförmig umschließt.

Die Betrachtung der bewirkenden, aktiven Kräfte der radiären Halskanallumenerweiterung erfordert neben spezifisch für das

Rind geltenden Aussagen ein kritisches Eingehen auf Vorstellungen, wie sie für den entsprechenden Vorgang beim Menschen entwickelt wurden. Das betrifft sowohl den Binnendruck als auch den Außenzug nach Ursprung und Effekt.

Die Geburtswehen werden durch Kontraktion des Myometriums erzeugt. Diese Kontraktion wirkt stets in zwei Richtungen, nämlich ins Innere des Brutraumes, wo sie das Fruchtwasser unter

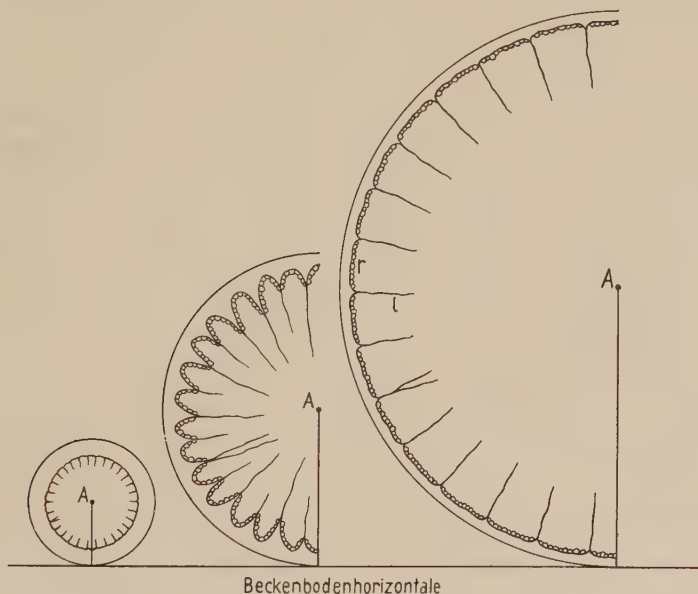


Abb. 39. Schema zur Darstellung der Schleimhautbedeckung der Cervix des nichtschwangeren (links), trüchtigen (Mitte) und in der Öffnung befindlichen (rechts) Rinderuterus.
r Reserveschleimkammern; l Längsfalten. Beachte die Dorsalverlagerung der Cervixachse (A)

Druck setzt, und innerhalb der Uteruswand in kaudaler Richtung. Die kaudodorsolaterale und kaudale Verankerung des Uterus und der Cervix bilden für die zweite Wirkung, die zunächst abgehandelt werden soll, das Punctum fixum. Ihr Ziel ist die Eröffnung der Cervix und auch das Hindurchschieben der Frucht durch die eröffnete Cervix. Die kraniokaudale, achsenparallele Längsrichtung ist ihre Zugrichtung, gleichgültig, ob sie beim aperistaltischen Uterus — bei dem an der Brutraumwand eine Rings- und eine Längsmuskulatur nicht streng unterschieden werden kann, sondern eine einheitliche Anordnung des Myometriums vorliegt — konzentrisch angreift und sich über die Frucht nach kranial zu retrahieren trachtet, oder ob sie beim peristal-

tischen Uterus bei gleicherweise konzentrischem Angriff einen Kaudaltransport der Frucht mittels Kontraktionswellen erstrebt. Vor der Cervixeröffnung kann überdies von einem solchen Transport kaum die Rede sein. Beim Menschen wird dieser Kaudalzug in einer Bewunderung erregenden Weise durch Umordnung des Myometriums im Isthmusgebiet ermöglicht, indem die ansonsten flachschräubige Ringsanordnung durch Steilerstellung der Mus-

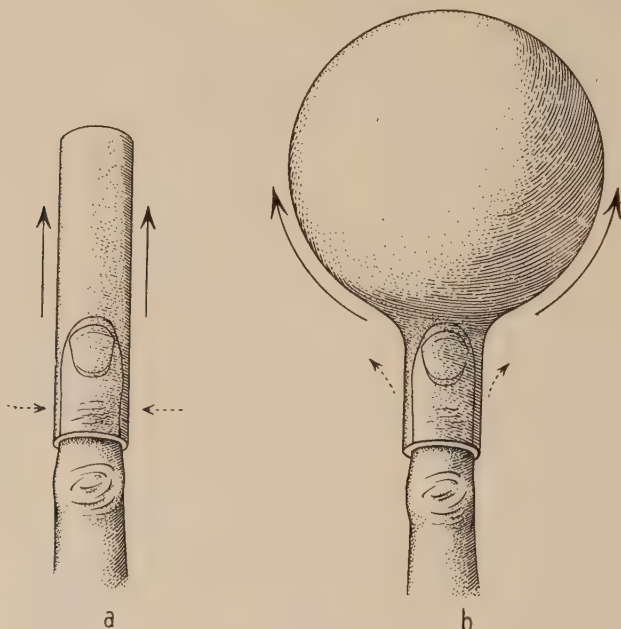


Abb. 40. Schemata zur Darstellung der Wirkung der Cervixlängsmuskulatur in der Eröffnung
a Finger im Gummischlauch; b Finger im schlauchförmigen Hals eines Gummiballons, der gefüllt
zu denken ist und über dessen Füllung sich die Ballonwand von der Fingerspitze fort kontrahiert

Ausgezogene Pfeile: Zugrichtung

Gestrichelte Pfeile: Wirkung des Zuges auf den über den Finger gezogenen Schlauchteil

kelschrauben fast in die Längsrichtung übergeht (Goerttler). Eine gewisse Erweiterung des Halskanales durch die vorangehenden Teile vorausgesetzt, erklärt aber Goerttler die Wirkung des intramuralen Längszuges auf die Cervixeröffnung in dem Sinne, daß er den in der Vorblase herrschenden Binnendruck erhöhe und dadurch die radiäre Cervixerweiterung unterstütze. Zur Veranschaulichung führt er das Beispiel eines einen Finger eng umschließenden Gummischlauches an, der, zieht man an ihm, den Finger nur immer fester umschließt (Abb. 40 a). Das Beispiel ist für sich natürlich richtig und es wird auch, gestattet

man seine Übertragung auf den Eröffnungsvorgang, eine Binnendruckerhöhung in der Vorblase durch den Längszug erfolgen. Wie dadurch aber die vom Binnendruck verursachte Eröffnung unterstützt werden soll, ist nicht einzusehen. Ein im Innern des Halskanals vorhandener Binnendruck hat diese Wirkung zweifellos, und jeder von außen hinzukommende Druck erhöht auch den Binnendruck ganz sicher. Er erhöht aber nicht den Effekt des im Lumen befindlichen Binnendruckes. Dieser bleibt vielmehr völlig derselbe der er war, ehe er um den von außen kommenden Druck vermehrt wurde. Der Innendruck p^0 bewirke z. B. die expansive Kraft x , der Außendruck p^1 die kompressive Kraft y . Innen gesellt sich zum Innendruck p^0 dann der Druck p^1 zu $p^0 + p^1$. Die von innen wirkende expansive Kraft beträgt dann zwar $x + y$, die von außen drückende Kraft aber bleibt ebenfalls y , so daß y (von innen) sich gegen y (von außen) nach der Gleichung $x + y - y = x$ aufhebt.

Nun kommt jedoch hinzu, daß der intramurale Längszug sich gar nicht als Außendruck auswirkt, sondern einen Außenzug erzeugt. Goerttler nimmt diesen auch an, solange er die Verstreichung der Portiofalte im Auge hat. Gleich darauf aber faßt er ihn im Hinblick auf die radiäre Erweiterung als Außendruck auf. Das ist aber aus einem einfachen Grunde nicht möglich. Der Vergleich mit dem Gummischlauch auf dem Finger ist auf diese Verhältnisse insofern nämlich nicht übertragbar, als der Gummischlauch, sobald der die Fingerkuppe überragt, erheblich weiter werden müßte (Abb. 40 b), soll das Verhältnis des ballonartigen Brutraumes zur engen, etwa parallelwandigen Cervix gewahrt bleiben. Der Zug findet also nicht streng in kraniokaudaler Richtung statt (Abb. 40 a), sondern (Abb. 40 b) er trifft allseitig von außen her schräg-medial gerichtet auf die Cervix, und das bedeutet Zugwirkung, die allein den Binnendruck in seinem Streben nach einer radiären Halskanalerweiterung unterstützen kann.

Für das Rind ist in diesem Zusammenhang auf spezifische Daten dieses Außenzuges hinzuweisen. Nicht nur die Vielzahl und Eigenart der Cervixquerfalten verleiht der Rinder cervix ihre Besonderheit, sondern die Stellung der Orificiumfalte in ihrer kranialen Richtung erscheint dystelisch jeder Halskanaleröffnung von kranial her zu widersprechen. Es besteht der Eindruck, als ob die Vorblase hiergegen vergebens anrennen müsse, um den inneren Muttermund zu eröffnen. Doch ist diesem besonderen

Verschluß auch ein besonderer Eröffnungsmechanismus zugesellt, der als Außenzug in verschiedener Weise wirksam wird. Von der Cervixlängsmuskulatur war gesagt worden, daß ihre Anteile in das bindegewebige Zentrum der Querfalten ziehen. Das geschieht in der Orificiumfalte von kranial und kaudal her durch starke Einstrahlungen. Bei Kontraktion der von kaudal fast in linearer Verlängerung einstrahlenden Muskelzüge ist die Wirkung eindeutig. Die von kranial kommenden Züge aber bedürfen eines Hebels oder einer Flaschenzugrolle, um ebenfalls nach kaudal wirken zu können. Ihr beschriebenes Einschwenken in die Orificiumfalte — von kranial kommend und nach kranial bogig umbiegend (Abb. 2 e) — weist auf die Durchführung dieser Forderung hin. Das Corpuslumen überragt, wie ausgeführt, die axial vorspringende Orificiumfalte allseitig kaudal eindeutig, was mit zunehmender Schwangerschaft vermehrt der Fall ist (Abb. 41). Es liegt demnach die Fruchtblase am weitesten kaudal in diesem Corpusabschnitt und damit zugleich in der kranial offenen Kehle jenes Bogens, den die von kranial kommende Längsmuskulatur

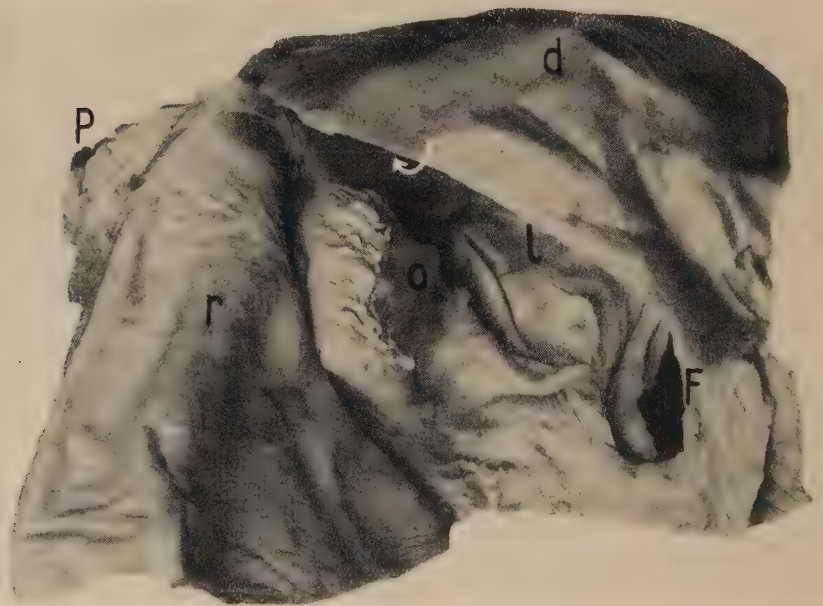


Abb. 41. Das Corpus uteri eines rechts hochträchtigen Rinderuterus. Rechtslaterale Ansicht
 P Portio vaginalis uteri; O Orificium uteri internum; F Fundus corporis uteri; r ausgeklappte rechte
 laterale Corpuswand; d dorsale Corpuswand; l linke laterale Corpuswand, Innenansicht.

Der Pfeil zeigt in den kaudal des inneren Muttermundes liegenden Corpusraum

macht, um wieder nach kranial und zugleich axial, eben in Richtung der Stellung der Orificiumfalte, umzubiegen. Bei steigendem Binnendruck in den Eihüllen, der ja auch durch die Längsmuskulatur mit erzeugt wird, formen sich die kaudalsten Eiteile in der genannten Kehle zum geforderten Widerlager, so daß der gleichzeitig kaudal gerichtete intramurale Längszug über diesen kaudalsten Eiabschnitt als Widerlager oder Vorsprung in Richtung ihres bogigen Verlaufs in die Orificiumfalte (Abb. 2 e) wirken und so deren Abflachung herbeiführen helfen kann. Auf diese Weise schafft sich die Längsmuskulatur im Verein mit der Ringsmuskulatur durch Binnendruckerzeugung den Widerstand, den sie braucht, um in demselben Augenblick auch mit kraniokaudal (bzw. allseitig von außen her schräg-median [s. o.]) gerichtetem Zug ihrer cervixöffnenden Aufgabe nachkommen zu können, wobei ihr der von kaudal einstrahlende Längszug der Längsmuskulatur wie auch der von kranial wirkende Schub der Vorblase und der Frucht hilft. Zu erwähnen ist jedoch, daß die von kaudal in die Orificiumfalte strahlenden Längszüge (Abb. 2 b') stärker (Abb. 34) als die soeben beschriebenen sind.

Auf die kaudal der Orificiumfalte folgenden Cervixquerfalten wirkt die Cervixmuskulatur auf Grund der kaudal gerichteten Stellung dieser Falten genau so direkt ein (Abb. 2 b, c, d), wie es die von kaudal in sämtliche Querfalten strahlenden Längszüge (b' bis e') tun. Im übrigen summieren sich beide Wirkungen — die der von kranial und die der von kaudal einstrahlenden Längsmuskulatur — zu einem radiär nach außen gerichteten Zug.

Die Aufgliederung der dorsalen Uteruslängsmuskulatur besonders im Gebiet der zervikalen Dorsalplatte in oberflächenparallele Lamellen scheint funktionell einer ähnlichen Deutung zugänglich zu sein, wie sie Goerttler für die äußeren Längszüge der menschlichen Cervix gegeben hat. Bei näherer Betrachtung ergibt sich jedoch, daß trotz weitestgehender architektonischer Übereinstimmung der Muskulatur beider Cervices grundsätzliche mechanische Unterschiede vorhanden sind, die neben der unterschiedlichen Querfaltenbildung nur darin ihren Grund haben können, daß wir es mit je einem Vertreter der beiden Uterustypen zu tun haben. Der aperistaltische menschliche Uterus retrahiert sich über die Frucht und stößt sie dadurch aus. Für einen peristaltischen Transport ist die während der Schwangerschaft noch erheblich zurückgebildete Ringsmuskulatur seiner Cervix

gar nicht geschaffen. Vielmehr wird das an ihre Stelle getretene Bindegewebe durch obige Längsmuskelzüge dadurch erweitert, daß durch die sich retrahierende Wand die längsten äußeren Cervixlängsmuskelzüge zuerst, und dann später die weiter innen liegenden kürzeren Züge nach Art „eines allmählichen Einschaltens neuer Widerstände“ (Goerttler) in Aktion treten und die menschliche Portiofalte, wenn ich die Portio hominis einmal so nennen darf, zu verstreichen trachten. Ob das von Goerttler nicht berücksichtigte Umkrempeln der menschlichen Cervix von kaudal her hierbei bedeutsam ist, vermag ich natürlich nicht zu entscheiden. Beim Rinde jedenfalls kommt ein Angriff der Längsmuskulatur zuerst am Kaudalende der Cervix — eben der Portio bzw. Portiofalte — offenbar nicht in Frage. Sie wird nicht von kaudal beginnend umgekrempelt, sondern ihre Eröffnung erfolgt nach Zieger, der hier nur genannt sei, von kranial nach kaudal fortschreitend. Bei der Vielzahl der Querfalten, in die die Längsmuskulatur strahlt, kann das nur ein Einschalten neuer Widerstände in derselben kraniokaudalen Reihenfolge im Sinne einer zeitlichen Aufeinanderfolge der Kontraktionsmaxima bedeuten, wie sie für die Peristaltik typisch sind, während die Retraktion der menschlichen Isthmus- und Cervixwand von außen nach innen fortschreitet. Außerdem spricht die während der Schwangerschaft zunehmende Stärke der Cervixringmuskulatur des Rindes dafür, daß sie trotz ihrer kulissenartigen Auseinanderschiebung zu Kontraktionen imstande sein muß, die dem Eitransport dienen.

Nachzutragen bleibt, daß das gleichmäßige kaudale Überragen des Corpuslumens über die axial vorspringende Orificiumfalte der Grund dafür ist, daß die in der Mehrzahl etwas nach rechts abgebogene Richtung des kranialen Halskanallumens keinen Anhaltspunkt dafür bietet, daß bei Linksträchtigkeit Eröffnungsschwierigkeiten zu erwarten sind.

Zum Binnendruck übergehend, hat es den Anschein, als ob die eröffnende Wirkung der Vorblase auf die Cervix bei Mensch und Rind keinen Vergleich zuläßt. Beim Rinde ist der vorzeitige Blasensprung ungünstig, die vorzeitige Blasensprengung als Fehler zu beurteilen. Beim Menschen wirkt sich derselbe Vorgang, besonders je näher er dem rechtzeitigen Blasensprung vorangeht, eher günstig aus (Wolf). Als Gründe hierfür kann man aus der Literatur entnehmen, daß der menschliche Kopf die radiäre

Cervixerweiterung am zügigsten bewerkstelligt, während beim Rinde die Fruchtblase geeigneter ist. Es soll hier nicht die gesamte diesbezügliche Mechanik der Geburt gar vergleichend diskutiert werden. Dazu sind die klinisch Erfahrenen berufener. Zu folgendem muß jedoch Stellung genommen werden. Wenn nämlich die Vorblase beim Rinde, was offenbar der Fall ist, eine erweiternde Kraft besitzt, dann hält das sog. Spannungsgesetz nach de Snoo, wie es mir nur in der Übermittlung durch Wolf zugänglich war, einer Kritik nicht stand. Am Beispiel eines aufgeblasenen Gummihandschuhes wird dargestellt, daß die Handwurzelgegend des Handschuhes sich zu einer großen Kugel wölbt und hart wird, während die Handschuhfinger ihre ursprüngliche Form bewahren und weich und nachgiebig bleiben, obwohl überall der gleiche Binnendruck herrscht. Die dort harte und hier weiche Wandspannung folgt der Gleichung

$$\text{Wandspannung} = \frac{\text{Druck} \times \text{Radius}}{2 \times \text{Wanddicke}}.$$

Je größer demnach der Radius ist, um so größer ist die Wandspannung. Das gilt für ursprünglich gleichmäßige Wanddicke, die bei Druckerhöhung dort, wo sie dem größeren Radius zugehört, dünner und gespannter und folglich druckwirksamer wird als dort, wo der Radius klein ist bzw. bleibt. Hier bleibt ihre Dicke erhalten, und gemäß ihrer damit gegebenen geringen Wandspannung ist auch keine Druckwirkung zu erwarten. Dieser Vergleich ist aber nicht auf die Eihüllen im Uterus zu übertragen; denn die Wanddicke der Fruchtblase ist, wenn auch nur indirekt, nicht gleichmäßig dick, sondern sie wird außer am unteren (kaudalen) Eipol — gegenüber dem inneren Muttermund —, wo sie allein auf ihre eigene Dicke beschränkt und angewiesen ist, überall dort, wo sie der Uteruswand anliegt, um den Betrag der Uteruswand verdickt. Sie wird von dieser Wand, die durch Kontraktion den Binnendruck erzeugt, geschient und hat gar keine Gelegenheit, dünner zu werden, obwohl der Radius größer ist als bei der sich bildenden Vorblase. Man kann dann wohl sagen, daß die Vorblase durch ihren kleineren Radius eine geringere Wandspannung besitzt, so daß der kleine Radius sie befähigt, „der Innendrucksteigerung im Uterusinneren während der Wehen erfolgreichen Widerstand entgegenzusetzen“ (Wolf). Dieser erfolgreiche Widerstand kann aber nicht der Zweck ihrer Bildung sein. Vielmehr bedeutet der kleine Radius in dieser Betrachtung,

daß er der Vorblase durch ihren erfolgreichen Widerstand, den sie dem Binnendruck leisten kann, überhaupt erst gestattet, ihre spezifische Wirkung zu erzielen, und die besteht beim Rinde jedenfalls in einem Beitrag zur radiären Cervixerweiterung. Weil solch ein Binnendruck für die Cervixerweiterung gefordert werden muß, und das „Spannungsgesetz“ einen solchen nicht zulassen würde, bin ich überhaupt nur auf diese Frage eingegangen. Wenn die Wandspannung auf Grund des größeren Radius im oberen (kranialen) Eipol größer ist als im unteren, dann kann nur festgestellt werden, daß der obere Eipol in eine um so viel mal vermehrte Wandspannung verbracht werden muß, wie sie erforderlich ist, um die mit kleinem Radius ausgestattete Vorblase arbeitsfähig zu machen. Diese Vorblase bleibt also arbeitsfähig dank ihres kleineren Radius, sie wird aber auch erst arbeitsfähig dank der übermäßigen Wandspannung des oberen Eipols. Statt des Handschuhvergleichs wäre deshalb ein Vergleich mit einem stark gefüllten Fahrradschlauch in der an einer Stelle durchlöcherten Fahrraddecke günstiger, durch welche Stelle der Schlauch mit kleinstem Radius unweigerlich tritt, um außerhalb der Decke, deren Schienung verlustig, solange den Radius zu vergrößern, bis die zunehmende Wandverdünnung zur Zerstörung durch Platzen führt.

Daß die eröffnende Kraft der Vorblase aus diesem Grunde vielleicht nicht sehr hoch zu veranschlagen ist und nach Verrichtung ihrer Schuldigkeit als Vorarbeiter auch beim Rinde durch Kopf und Körper des Kalbes übertroffen wird, ist eine andere Frage.

V. Schlußbetrachtung

Das Myometrium des Rinderuterus besteht aus einer das Lumen umlaufenden Ringmuskulatur und einer zur Uteruslängsachse parallel laufenden Längsmuskulatur.

Am geschlechtsreifen und ausgewachsenen Uterushorn folgt die in Bündel gegliederte Ringmuskulatur der Anordnung einer modifizierten Kreismuskulatur. Die Modifikation besteht darin, daß flachgängige Schraubenlinienanteile beiderlei Drehsinnes langgestreckte Maschen bilden, deren Hauptdiagonale zirkulär und rechtwinkelig zur Hornlängsachse verläuft und von denen je zwei Maschen in Verlängerung ihrer Hauptdiagonalen durch ein rein zirkuläres Bündel verbunden werden (Abb. 5). Die außen-

wärtigen Abschnitte der Ringsmuskulatur lassen diese Anordnung erst in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft erkennen, da sie vorher durch Gefäß- und Bindegewebslager, die die Muskelbündel dieser Abschnitte zu Umwegen zwingen, verwischt wird.

Im weiteren Verlauf der Schwangerschaft platten sich die Ringsmuskelbündel in der Radialebene durch Verschiebung ihrer exoplasmatischen Kollagenmaschen zu Muskellamellen und das vermehrte dazwischenliegende Bindegewebe zu Zwischenmuskellamellen ab. Die hiermit in Zusammenhang stehende Wandverdünnung wird der Oberflächenvergrößerung der Wand des Brutraumes gegenübergestellt. Dabei erweist sich, daß die gebündelte Anordnung gegenüber der kompakten Lagerung der Muskulatur des Kalbes von entscheidender Bedeutung für die Brutraumverlängerung ist, und zwar weniger im Sinne einer Verschiebung der durch diese Bündel gebildeten Maschen, als vielmehr durch Längenwachstum der Bündel und damit der Maschenkanten und Maschendiagonalen. Diese in der oberflächenparallelen Ebene erfolgende Vergrößerung der Muskelmaschen ist feststellbar (Abb. 9). Das Wachstum reicht allerdings nur aus, um die siebenfache axiale Brutraumverlängerung zu erklären. Die radiäre Brutraumerweiterung ($12 \times$ nach eigenen Messungen) aber überschreitet das durch dieses hypertrophische Wachstum Mögliche ($8 \times$ nach Lange) beträchtlich. Zusammenschiebung der vergrößerten Muskelmaschen parallel zur Längsachse bzw. ihr Auseinanderziehen quer zur Längsachse ergibt nur eine minimale zusätzliche Umfangsvermehrung. Ihr Zustandekommen durch Abwicklung der Muskelfaserschrauben im Sinne von Goerttler ist nicht möglich, wie ausführlich nachgewiesen wird. Er ist daher eine zusätzliche hyperplastische Ringsmuskulatur erforderlich. Solche hyperplastische Zusatzmuskelfasern werden dargestellt, die bindegewebiger Herkunft sein dürften und sich amitotisch vermehren (Abb. 11). Zur Analyse ihrer Entstehung und ihres Einbaues bedarf es weiterer Untersuchungen.

Die Ringsmuskulatur des Corpus uteri verhält sich wie die der cornua uteri und ist mit der des unteren Uterinsegmentes des Menschen nicht vergleichbar.

Die Ringsmuskulatur der Cervix erweckt zunächst den gleichen Eindruck einer flachdoppelschraubigen Anordnung, wie er den präzervikalen Abschnitten eigen ist. Kurz vor Ende der Schwanger-

schaft jedoch gliedert sie sich durch nervös-hormonal bedingte Auflockerung (Servatius) des intermuskulären Cervixgewebes in kulissenartig gestaffelte Lamellen, die durch Verschiebung die radiäre Halskanallumenerweiterung während der Geburt gestatten. Die wahrscheinlich nicht auf diesem Lamellenbau der Ringsmuskulatur beruhende Brunsterweiterung der Cervix wird besprochen. Dabei wird auf die Bedeutung des „Cervixgewebes“, welches mit de Snoo so benannt wird und welches sich aus dem zwischen der Ringsmuskulatur befindlichen Bindegewebe und dem propriären Bindegewebe der Cervixmucosa zusammensetzt und ein überaus dichtes und festes Bindegewebe mit z. T. abweichendem färberischem Verhalten darstellt, eingegangen.

Das funktionelle Verhalten der Muskelquerfalten und Schleimhautlängsfalten der Cervix wird behandelt. Beim Vergleich der Quersfalten des Kalbes mit denen des trächtig gewesenen Rindes ergeben sich Unterschiede, die die Quersfalten des Muttertieres als von der Funktion gezeichnete abgewandelte Formen erkennbar werden lassen. Als Nebenfund am Cervixepithel wird eine verschiedenartige Bildung von Reserveschleimkammern (Abb. 31 und 32) beschrieben.

Die von den Ligg. lata uteri auf den Uterus übergehende Längsmuskulatur wird in eine dorsale stärkste, eine ventrale schwächere und eine laterale schwächste und dem mesometralen Rand parallel verlaufende Uteruslängsmuskulatur unterteilt. Sie weist bezüglich Masse, Faserverlaufsrichtung, Beziehung zur Ringsmuskulatur und Schicksal während der Schwangerschaft regionale Unterschiede auf. Hervorgehoben wird die besondere Verstärkung („Bandstreifenbildung“) der dorsalen Uteruslängsmuskulatur an der dorsalen Hornkontur des trächtigen Hornes, die Verlagerung der muskulösen Ligg. intercornualia zwecks Einbeziehung in die mediale Wand des trächtigen Hornes bei Uniparität und das Einstrahlen aller inneren Cervixlängsmuskelzüge in das bindegewebige Zentrum der Quersfalten.

In der gesamtfunktionellen Betrachtung wird unter Berücksichtigung der biologischen Faktoren das Zusammenwirken der einzelnen Anteile der Myometriums verfolgt. Die Brutraumverkleinerung (radiäre Verengung und axiale Verkürzung) wird von der Rings- und Längsmuskulatur der präzervikalen Abschnitte gemeinsam bewirkt. Sie erzeugen durch ihre Kontraktion einen in den Brutraum hineinwirkenden konzentrischen Druck und

einen innerhalb der Wand wirksam werdenden intramuralen Längszug. Als mechanische Kräfte der Cervixeroöffnung ergeben sich demnach ein in der Vorblase auftretender kaudal gerichteter Binnendruck und ein intramuraler, von kranial-außen nach kau-domedian wirkender Außenzug. Hiermit mußte bestehenden Anschauungen (Außendruck nach Goerttler und Spannungsgesetz nach de Snoo) für das Rind widersprochen werden. Im einzelnen wird auf das Verstreichen der Querfalten und deren Neubildung, die Aufweitung der Gefäßschicht, die Drehung der Kotyledonen und auf Parallelen zur Mechanik der Geburt beim Menschen eingegangen.

VI. Zusammenfassung

Das Myometrium des Rindes wird von einer Längsmuskulatur und einer schraubig modifizierten Kreismuskulatur gebildet, deren funktionelle Daten erörtert werden. Die erforderlichen Leistungen vollbringt die Muskulatur durch Hypertrophie und Hyperplasie. Die Ringsmuskulatur der Cervix zeigt einen besonderen Konstruktions- und Funktionstypus.

Резюме

Миометрий образован у рогатого скота из продольных и винтообразно изображенных круглых мускулов, функциональные данные которых обсуждают в дальнейшем. При этом предполагают, что винтообразное развитие волокон мускулов согласно Гертлера невозможно. Необходимая функция мускулов вызывается гипертрофией и гиперплазией. Круглые мускулы цервикса (шейки) имеют особую конструкцию и тип функции. Поэтому частично расходятся при открытии цервикса механические факторы по Гертлеру и данные закона напряжения по де Сноо.

Résumé

La musculature utérine de la race bovine consiste en une musculature longitudinale et une musculature circulaire modifiée en spirale, dont les caractéristiques fonctionnelles sont discutées. Un déroulement des spirales de fibres musculaires d'après Goerttler n'est pas considéré comme possible. Les fonctions nécessaires, la musculature les remplit par hypertrophie et hyperplasie. La

musculature circulaire du col de l'utérus montre un type spécial de construction et de fonction. Les facteurs mécaniques de Goerttler ainsi que la loi de tension d'après de Snoo pour la dilatation du col sont en partie contestés.

Summary

The myometrium of the cow consists of a longitudinal musculature and a spirally modified circular musculature whose functional data are discussed. In opposition to Goerttler, unfolding the threads of the muscular fibres is thought impossible. By hypertrophy and hyperplasia, the musculature accomplishes the tasks required. The annular musculature of the cervix is featured by a special type of construction and function. The mechanical factors according to Goerttler as well as de Snoos law of tension in reference to the cervix opening, are partly denied.

VII. Erwähntes Schrifttum

Aehnelt, F.: Die Anwendung von Stilben-Präparaten zur Erweiterung des Gebärmutterhalskanales beim Rinde. Vortrag am 8. 2. 52 in Hannover, im Druck bei Dtsch. tierärztl. Wschr. 1952. — Bargmann: Histologie des Menschen, I. Band, Stuttgart 1946. — Beiling, K.: Beiträge zur makroskopischen und mikroskopischen Anatomie der Vagina und des Uterus der Säugetiere. Arch. mikrosk. Anat. **67** (1906) (Diss. Dresden 1906). — Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, I. Band, München 1939. — Ders.: Funktionelle Kernschwellung und Kernschrumpfung 3. Anatomentreffen, Bonn 1949, Aussprachebemerkung. — Bergschicker, A.: Die Müllerschen und Wolf-schen Gänge und die Bildung des weiblichen Genitaltraktes beim Rind. Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt. 1912 (Diss. Stuttgart 1912). — Böckh, Eva: Über den seitengebundenen Windungssinn der Mediastrukturen der peripheren Körperschlagadern. Virchows Arch. **320** (1951) 487—494. — de Bruin, M. G.: Untersuchungen über die Kontraktionen des Uterus und die Wirkung der Bauchpresse während der Geburt. Berl. tierärztl. Wschr. (1903) 125—129. — Ders.: Die Geburtshilfe beim Rind. 1910. — Bumm: Grundriß zum Studium der Geburtshilfe. Wiesbaden 1905. — Danforth, D. N.: The fibrous nature of the human cervix, and its relation to the isthmic segment in gravid and nongravid uteri. Amer. J. Obstetrics Gynecol. **53** (1947) 541—547. — Dennhardt: Über die Form des Uterus des Rindes. Dtsch. tierärztl. Wschr. 1906. — Ellenbogen, V.: Beitrag zur Frage der durch die Trächtigkeit bedingten bleibenden Veränderungen an der Uteruswand, speziell der A. uterina media und ihrer Äste beim Rind. Z. Anat. u. Entw.gesch. **91** (749—770) (1930). — Ellinger: Das Geschlossenbleiben der Cervix.

Berl. tierärztl. Wschr. **33** (1917) 496. — Feneis: Über die Anordnung und die Bedeutung des Bindegewebes für die Mechanik der Skelettmuskulatur. *Morph. Jb.* **76** (1935) 161—202. — Fischer, H.: Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufs der Muskulatur in der Arterienwand. *Morph. Jb.* **91** (1951) 394—445. — Fischer-Wasels: *Klin. Wschr.* 1928. — Fischer-Wasels und Büngeler, W.: Das Wachstum der Uterusmuskulatur. *Verh. d. dtsh. pathol. Ges.* **26** (1931) 129—145. — Freerksen, E.: Gestalt, Anordnung und Einbauweise der Blutgefäße als funktionfördernde Faktoren. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **112** (1943) 304—318. — Friemann, F. K.: Zur klinisch-anatomischen Unterscheidung juveniler und gravid gewesener Schweineuteri. *Diss.* Hannover 1939, S. 29. — Froböse: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Kaninchenuterus. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **30** (1932). — Fumagalli, Z.: Questioni attuali di morfologia nel campo delle vie genitali della donna. *Biol. Lat. Milano* **1** (1949) 422—453. — Goerttler, K.: Die Architektur der Muskelwand des menschlichen Uterus und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **65** (1930) 45—128. — Ders.: *Embryologie des Menschen*. 1. Band, Berlin 1950. — Ders.: Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Gefäßwand. *Morph. Jb.* **91** (1951) 368—393. — Götze, R.: *Lehrbuch der Tiergeburtshilfe von Richter-Götze*. Berlin 1950. — Grützner, P.: Die glatten Muskeln. *Erg. Physiol. v. Asher u. Spiro*, **3, II**, (1904) 12—88. — Häggquist: Gewebe und Systeme der Muskulatur. In Möllendorffs *Handbuch*, Band II, 3. — Hagmann, A.: Untersuchungen über die Kastrationsatrophie am Uterus des Rindes. *Diss.* Bern 1929. — Heinonen: Anatomische und histologische Untersuchungen über die Cervix Uteri von *Sus scrofa*. *Diss.* Dresden 1914. — Heringa, G. C. u. ten Berge, B. S.: Eine Gelatinegefriermethode für die Anfertigung mikroskopischer Präparate. *Z. wiss. Mikroskopie mikroskop. Techn.* **40** (1923) 166. — Heß: Die Sterilität des Rindes. *Arch. Thk.* 1906 und zitiert nach Posselt. — Hilty, H.: Untersuchungen über die Evolution und Involution der Uterusmucosa vom Rind. *Diss.* Bern 1908. — Hoepke: *Histologie des Menschen*. Berlin 1950, S. 134. — Hyrtl: *Die Korrosionsanatomie und ihre Ergebnisse*. Wien 1873. — Kahrs: Beitrag zur Evolution der Gebärmutter des Rindes. *Diss.* Hannover 1932. — Kilian, G.: Die Struktur des Uterus bei Tieren. *Z. rat. Med.* **8** und **9** (1949). — Knaus, H.: Das Verhalten der Uterusmuskulatur in Schwangerschaft und Geburt. *Wien. klin. Wschr.* **41** (1928) 45—49. — Ders.: Zur Anatomie, Physiologie und Klinik der Uterusmuskulatur. *Z. Geburtsh.* **129** (1948) 122—139. — Koch, W. u. W. Mohr: Der Einfluß des Follikelhormons auf die Beckenbänder. *Mshr. Tierhk.* (1950) 369—371. — Kölliker: Beiträge zur Kenntnis der glatten Muskeln. *Z. wiss. Zool.* **1** (1849). — Koppen, K.: Von der Bedeutung der Innervation für die Funktionen des Ovars und des Uterus. *Dtsch. med. Wschr.* (1951) 105—108. — Lange, K. H.: Über die Hypertrophie der glatten Muskulatur. *Morph. Jb.* **84** (1940) 363—402. — Linzbach, A. J. u. M. Linzbach: Die Herzdilatation. *Klin. Wschr.* **29** (1951) 621—630. — v. Massenbach: Die arterielle Gefäßversorgung des Uterus. *Geburtsh. u. Frauenhkd.* (1943) 197—209. — Maximow:

Bindegewebe. In Möllendorffs Handbuch II, 1. — Mc. Gill: Zitiert nach Häggquist. — Michnoff, S. D.: Über die Retraktion der hohlen Muskelorgane bei ihrer Arbeit. Ref. in Ber. ges. Gyn. 8 (1925) 464. — Moser: Erweiterung des Gebärmutterhalses durch künstliche Muskeler schlaffung. Zbl. Gynäk. (1924) 625. — Müller, A.: Wie ändern die von glatter Muskulatur umschlossenen Hohlorgane ihre Größe? Pflügers Arch. Physiol. 116 (1907) 252—264. — Müller, F.: Schwangerschaftsveränderungen am Uterus des Rindes. Diss. Leipzig 1933. — Munk, J.: Lehrbuch der Physiologie des Menschen und der Säugetiere. 6. Aufl., Berlin 1902. — Nagel, W.: Die weiblichen Geschlechtsorgane. Bd. VII, 2, 1 der Anatomie des Menschen von Bardeleben. Jena 1896, S. 93. — Oppermann, Th.: Handbuch der tierärztlichen Geburtshilfe von Frank und Albrecht. 6. Aufl., Berlin 1922. — Paimans, W. J.: Das Geschlossenbleiben der Cervix uteri beim herannahenden Partus des Rindes. Arch. wiss. u. prakt. Tierhk. 42 (1916) 64—92. — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie. München (1935), 267. — Pomayer, C.: Das Geschlossenbleiben der Cervix uteri beim herannahenden Partus des Rindes. (Bemerkung zu Paimans.) Münch. tierärztl. Wschr. 67 (1916) 141—144. — Posselt: Beiträge zur Frage der Sterilität des Rindes. Diss. Hannover 1914. — Preuß: Beschreibung und Einteilung des Rinderuterus nach funktionellen Gesichtspunkten. Erscheint im Anat. Anz. 1953. — Rab, C. J.: Untersuchungen über die Muskulatur des trächtigen Rinderuterus. Diss. Bern 1903. — Randolph: Aussprachebemerkung zu Danforth. — Reichmann: In de Bruin, Geburtshilfe beim Rind, 1. Aufl. — Repiquet: Referat aus Schweiz. Arch. 33, in Berl. tierärztl. Wschr. 1891. — Röder, O.: Über die Gartnerschen Gänge beim Rind. Arch. wiss. u. prakt. Tierhk. 24 (1898) 135—141. — Rössle: zitiert nach Linzbach. — Sauter, H.: Beitrag zum Problem der Innervation des Uterus. Schweiz. med. Wschr. (1948) 512—517. — Ders.: Beziehungen zwischen Uterustonos und Uterusdurchblutung. Schweiz. med. Wschr. (1950) 1306—1309. — Schröder, R.: Weibliche Genitalorgane. In: Möllendorffs Handbuch Band VII, 1 (1930). — Schultz: Untersuchung der Leukocyten der Wiederkäuer. Diss. Tübingen 1905. — Schultze Jena, B. S.: Über die schraubenförmige Struktur der Arterienwand. Morph. Jb. 83 (1939) 230—246. — Schummer, A.: Ein neues Mittel (Plastoid) und Verfahren zur Herstellung korrosions-anatomischer Präparate. Anat. Anz. 81 (1935). — Ders.: Vereinfachtes Plastoid-Korrsionsverfahren. Anat. Anz. 98 (1951). — Sellheim: Geburt des Menschen. Wiesbaden (1913) 285. — Servatius, M.: Untersuchungen über die Involution des Rinderuterus vom klinischen Standpunkt aus. Diss. Bern 1909. — de Snoo: Das Problem der Menschwerdung im Lichte der vergleichenden Geburtshilfe. Jena 1942. — Spörri, H.: Hormontherapie in der Bekämpfung der Unfruchtbarkeit des Rindes. Tierärztl. Umschau (1950) 311. — Stieve, H.: Muskulatur und Bindegewebe in der Wand der menschlichen Gebärmutter außerhalb und während der Schwangerschaft, während der Geburt und des Wochenbettes. Z. mikr.-anat. Forsch. 17 (1929) 317—518. (Hier weitere Literatur des Autors.) — Ders.: Über die Neubildung von Muskelzellen in der Wand der schwangeren mensch-

lichen Gebärmutter. Zbl. Gynäk. (1932) 1442—1451. — Stöhr, Ph.: Lehrbuch der Histologie des Menschen. Springer 1951. — Storkebaum: Das Blutbild klinisch gesunder nichttragender und tragender Rinder verschiedener Rassen. Diss. Gießen 1951. — Stoß, A. O.: Über die Mechanik der Geburt. Arch. wiss. u. prakt. Tierhk. **53** (1926) 455—468. — Straßmann, P.: Der Gebärmuskel in seinen Formen und Phasen. Med. Klin. **24** (1928) 363 und 521. — Strong, K. C.: A study of the structure of the media of the distributing arteries by the method of microdissection. The Anat. Rec. **72** (1938) 151—162. — Terruhn: Über die Aufblätterung der Uterusmuskulatur während der Schwangerschaft. Arch. Gynäk. **130** (1927) 476—486. — Thesing, B.: Der Einfluß des Follikelhormons auf die Öffnung der Geburtswege bei Geburtsbereitschaft. Dtsch. Tierärztl. Wschr. **58** (1951) 118—119. — Thiele: Studie über Aufgaben der Cervix uteri. Z. Geburtsh. u. Gynäk. **132** (1950) 218. — Trautmann, A.: Anatomisches und Histologisches über die Cervix uteri. Arch. wiss. u. prakt. Tierhk. **43** (1917). — Werboff: Das Gesetz der peristaltischen Bewegung in der Physiologie des Geburtsaktes und die auf diesem Gesetz beruhende Anwendung der geburts-hilflichen Binde. Zbl. Gynäk. **49** (1925) 1384. — Wieloch: Beitrag zur Frage der Retraktion und des Blutstillungsvorganges in der Nachgeburtsperiode. Zbl. Gynäk. **49** (1925) 2644. — Wille: Der Gebärmutterhals des Rindes. Tierärztl. Umschau **48** (1938). — Williams: Obstetr. transactions, Band 12 (zitiert nach Ellenbogen). — Ders.: On the structure of the mucous membran of the uterus and its periodical changes. Obstetr. J. (1875). — Williams-Beller: Zitiert nach Wille. — Wolf, W.: Klinik des unzeitigen Blasensprunges. Stuttgart 1946. — Ders.: Über die Beziehungen zwischen Muttermund, Grenzring und vorangehendem Kindsteil. Z. Geburtsh. **128** (1947) 113—127. — Zieger, G. A.: Die Diagnose der Trächtigkeit des Rindes. Diss. Bern. 1908.

Bücherbesprechungen

Die Multipotenz des Mesothels (Metamorphose und Mimese der Zelle) von Dr. med. Wolfgang Brandenburg, Patholog.-anat. Inst. d. Städt. Krankenhauses Westend, Berlin-Charlottenburg mit 17 Abb. im Text. XI, gr. 8° 1953. 6,— DM.

Veröffentlichungen aus d. morphol. Pathologie Heft 58. VEB Gustav Fischer, Verlag Jena.

Der Verf. kennzeichnet eingangs den Begriff „Mesothel“, der von Maximow übernommen ist, als die Gesamtheit der Deckzellen der serösen Häute. Es wird die Feinstruktur dieser Zellen an Hand der Literatur und eigener Befunde beschrieben und ihre mesodermale Herkunft abgeleitet. In eigenen Untersuchungen diskutiert der Verf. die Bedeutung dieser Zellen für die Tumordiagnostik und bei verschiedenen pathologischen Zuständen. Durch gute Abbildungen werden die bei der Tumordiagnostik zu beachtenden Zellen einander gegenübergestellt. Besonders wertvoll erscheint die Darstellung des Formwandel der

Mesothelzellen bei verschiedenen Reizzuständen, der zu Fehlschlüssen bei der Diagnostik führen kann. Verf. kommt zu dem Schluß, daß das Mesothel Multipotenz besitzt und sehr wandlungsfähig ist. Die Mesothelzelle kann die Bilder von Tumorzellen imitieren. Er bezeichnet die echten vom Mesothel ausgehenden Geschwülste als Mesotheliome. Der Arbeit ist eine umfassende Literaturübersicht beigelegt.

Niessing (Marburg)

Dr. med. Walter Huneke, „Impletoltherapie“ und andere neuraltherapeutische Verfahren. Hippokrates-Verlag Marquardt & Cie., Stuttgart 1952. 126 S., mit Abb. Gln. 12,50 DM, engl. brosch. 9,50 DM.

Aus einer in fast 3 Jahrzehnten gewonnenen praktischen Erfahrung ist das Buch hervorgegangen, welches Walter Huneke im Hippokrates-Verlag über die „Impletoltherapie“ hat erscheinen lassen. Bei der Erörterung des Problems der Impletolanwendung geht er von den Arbeiten Rickers und Speranskis aus, die zuerst zu der „nervengebundenen funktionellen Ganzheitsschau“ gefunden hatten. Aufschlußreich und ausführlich bespricht er im folgenden die wichtigsten Indikationsgebiete für die Impletoltherapie. In diesem Rahmen ist es nicht möglich auf einzelne Indikationen einzugehen, da die von Huneke behandelten Krankheiten praktisch aus allen medizinischen Fachgebieten zusammengebracht sind. Der Praktiker wird besonders die eingehende Beschreibung der Technik der Impletolanwendung begrüßen. Dieser Abschnitt ist durch beigelegte übersichtliche Zeichnungen, in denen die bestmöglichen Injektionspunkte angerissen sind, bereichert. Gegen den Vorwurf der Einseitigkeit hat sich der Verfasser dadurch geschützt, daß er in einem Schlußteil auch neuraltherapeutische Verfahren ohne Impletolanwendung aus eigener Praxiserfahrung gegenüberstellt.

Dr. Alex. Puff (Marburg)

*Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut
der Johann Wolfgang Goethe-Universität zu Frankfurt am Main
(Direktor: Prof. Dr. med. D. Starck)*

Über die oberflächliche Facialismuskulatur des Schweines (*Sus scrofa*)

Von

Norbert Nikolai

Mit 12 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 7. 9. 1953)

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung	321
B. Material und Methode	323
C. Die oberflächliche Facialismuskulatur	324
I. Das Platysma und seine Derivate	324
1. Platysma myoides	324
2. Retroaurikuläre Muskulatur	327
a) Cervico-aurikuläre Muskulatur	328
b) Mm. auricularis proprii	332
II. Der Sphincter colli profundus und seine Derivate	336
1. Pars cervicalis	336
2. Pars auris	337
3. Pars intermedia	339
a) Präaurikuläre Muskulatur	339
b) Orbito-nasale Muskelgruppe	343
4. Pars palpebralis	345
5. Pars oris	345
III. Nervus facialis	350
D. Zusammenfassende Besprechung der Befunde	354
E. Schrifttum	362

A. Einleitung

Die Darstellung der oberflächlichen Facialismuskulatur der Säuger erschöpfte sich lange Zeit in einer Einteilung der Muskelgruppen nach Ursprung und Ansatz und ihrer Benennung nach daraus abgeleiteten Funktionen. Genetische Verhältnisse wurden

dabei nicht berücksichtigt, obwohl Fürbringer (1888) auf die Wichtigkeit der Innervationsverhältnisse zur Homologisierung der Muskeln hingewiesen hatte.

Erst Ruge (1896—1911) versuchte eine genetische Analyse der Facialismuskulatur auf Grund der Innervationsverhältnisse. Huber (1922/23) setzte die Arbeit seines Lehrers Ruge fort und untersuchte eingehend die Gesichtsmuskulatur bei Katze und Hund. Als Grundtypus gibt er eine Dreiteilung der Facialismuskulatur in *Sphincter colli superficialis*, *Platysma* und *Sphincter colli profundus* an, die Meinertz (1942) in seinen ausgedehnten Arbeiten über die oberflächliche Facialismuskulatur der Nagetiere bestätigen konnte.

Für die Untersuchung der Facialismuskulatur ist die Berücksichtigung der Innervationsverhältnisse zur Analyse der genetischen Zusammenhänge unumgänglich. Nur auf dieser Grundlage ist eine vergleichende Betrachtung möglich. Besonders wertvoll bei einem Vergleich verschiedener Arten sind geringe Abweichungen in der Morphologie der Muskeln, aus denen sich Schlüsse auf die phylogenetische Differenzierung der betreffenden Muskelgruppe ziehen lassen. Es ist nicht angängig, lediglich auf Grund gleichartiger topographischer Verhältnisse und daraus abgeleiteter „identischer“ Funktionen Muskeln verschiedener Tierarten zu genetischen Gruppen zusammenzufassen.

Für eine vergleichend-anatomische Betrachtung der Facialismuskulatur der Säuger sind weitere Untersuchungen einzelner Arten notwendig. Insbesondere sind die Darstellungen der Facialismuskulatur der Ungulaten recht unvollkommen und gehen nicht weit über die Andeutungen in den veterinäranatomischen Lehrbüchern hinaus.

Für das Schwein geben Ellenberger-Baum (1943) und Martin (1923) in ihrer Anatomie der Haustiere nur einen ganz kurzen Abriß der Facialismuskulatur. Sie beschränken sich oft nur auf die namentliche Erwähnung der Muskeln, es fehlt an übersichtlichen Bildern und die Innervation wird nicht berücksichtigt.

Boas und Paulli (1908) beschreiben kurz die Facialismuskulatur des Wildschweins in ihrem umfangreichen Werk „The Elephant's Head“. Im Rahmen dieser großen vergleichenden Untersuchung haben die Autoren die Verhältnisse bei den einzelnen Arten recht kurz betrachtet und die Innervationsverhältnisse voll-

kommen außer acht gelassen. Dadurch ist es erklärlich, daß sie beim Vergleich der Muskeln oft zu Fehlschlüssen gekommen sind.

Baum und Kirsten (1903) untersuchten die Muskulatur des Ohres bei einigen Haustieren. Ihre Angaben bei den einzelnen Arten gehen nicht weit über die Darstellung in den veterinär-anatomischen Lehrbüchern hinaus. Sie vergleichen nach ungeeigneten Gesichtspunkten die beschriebenen Muskeln mit der Ohrmuskulatur des Menschen. Baum und Dobers (1905) beschreiben die ontogenetische Entwicklung des Ohrknorpels bei Schwein und Schaf und berücksichtigen dabei auch die Ontogenese der Ohrmuskulatur.

Vorliegende Arbeit ist als Teil einer Untersuchungsreihe unseres Institutes über die Gesichtsmuskulatur der Ungulaten zu werten, die Frick (1952) mit der Darstellung der oberflächlichen Facialismuskulatur bei *Orycteropus aethiopicus* begonnen hat.

B. Material und Methode

Untersucht wurde die oberflächliche Facialismuskulatur und ihre Innervation an vier Hausschweinen und einem Wildschwein:

- Schwein A, ausgewachsen, Kopf hinter den Ohren abgesetzt,
- Schwein B, etwa 12 Wochen alt,
- Schwein C, ausgewachsen, Kopf hinter den Ohren abgesetzt,
- Schwein D, etwa 18 Wochen alt,
- Wildschwein E, mittelgroßes Exemplar, Kopf hinter den Ohren abgesetzt.

Sämtliche Präparate waren zunächst in Formol fixiert und wurden dann nach gründlicher Wässerung in 60 %igem Alkohol aufbewahrt. Besonders bei der Präparation der großen Exemplare und zur Darstellung der Nerven aufzweigungen bewährte sich die von Meinertz (1942) angegebene Salpetersäurebehandlung. Sie wurde nach dem Abtragen der obersten Schicht wiederholt, um eine bessere Präparation der tiefen Schichten zu ermöglichen. Zur Präparation der kleinen Schweine und zur Darstellung der feinen Nerven aufzweigungen nahm ich die Lupenbrille zu Hilfe.

Makroskopisch unklare Muskelzusammenhänge wurden nach Möglichkeit durch mikroskopische Schnitte geklärt.

C. Die oberflächliche Facialismuskulatur

Hubert und Meinertz konnten durch ihre Untersuchungen an Katze, Hund und Nagetieren eine Gliederung der oberflächlichen Facialismuskulatur in drei übereinanderliegende Schichten nachweisen, in Sphincter colli superficialis, Platysma und Sphincter colli profundus.

Einen gut abgrenzbaren, oberflächlichen Sphincter fanden Huber beim Hund und Meinertz bei den Lagomorpha. Bei allen übrigen untersuchten Arten war der Sphincter colli superficialis geschwunden oder sehr stark reduziert. Auch das Schwein läßt wie *Orycteropus* (Frick) keinen oberflächlichen Sphincter mehr erkennen. Bei dem von Boas und Paulli beschriebenen Muskelzug, der von der ventralen Halsmuskulatur entspringt und das Platysma umgreift und der von den Autoren als Sphincter superficialis aufgefaßt wird, handelt es sich — wie später nachzuweisen ist — um die Pars cervicalis des Sphincter colli profundus.

Alle oberflächlichen Facialismuskeln des Schweines lassen sich von zwei Schichten, dem Platysma und dem Sphincter colli profundus ableiten.

I. Das Platysma und seine Derivate

Das Platysma entspringt beim Hund von der dorsalen Medianlinie hinter dem Ohr. Die von Huber beim Hund nachgewiesene Zweischichtung des Platysma ist nach Meinertz bei den Nagetieren noch stärker ausgeprägt. Die tiefe Schicht, das Platysma cervicale, das in vielen Fällen noch in direktem Zusammenhang mit der retroaurikulären Muskulatur steht, ist bei *Orycteropus* rudimentär (Frick).

Beim Schwein ist diese Schicht vollkommen geschwunden. Nur bei Schwein B können noch einige Fasern an das Platysma cervicale erinnern. Diese Fasern liegen parallel zur dritten retroaurikulären Schicht caudal von der gesamten Ohrmuskulatur auf dem M. trapezius und inserieren in der Haut (Abb. 3).

1. Platysma myoides (Abb. 1, 3, 9)

Die oberflächliche Schicht, das Platysma myoides, hat beim Schwein wie bei *Orycteropus* seinen Ursprung im Nacken aufgegeben und kommt als kompakter, lückenloser Muskel von der

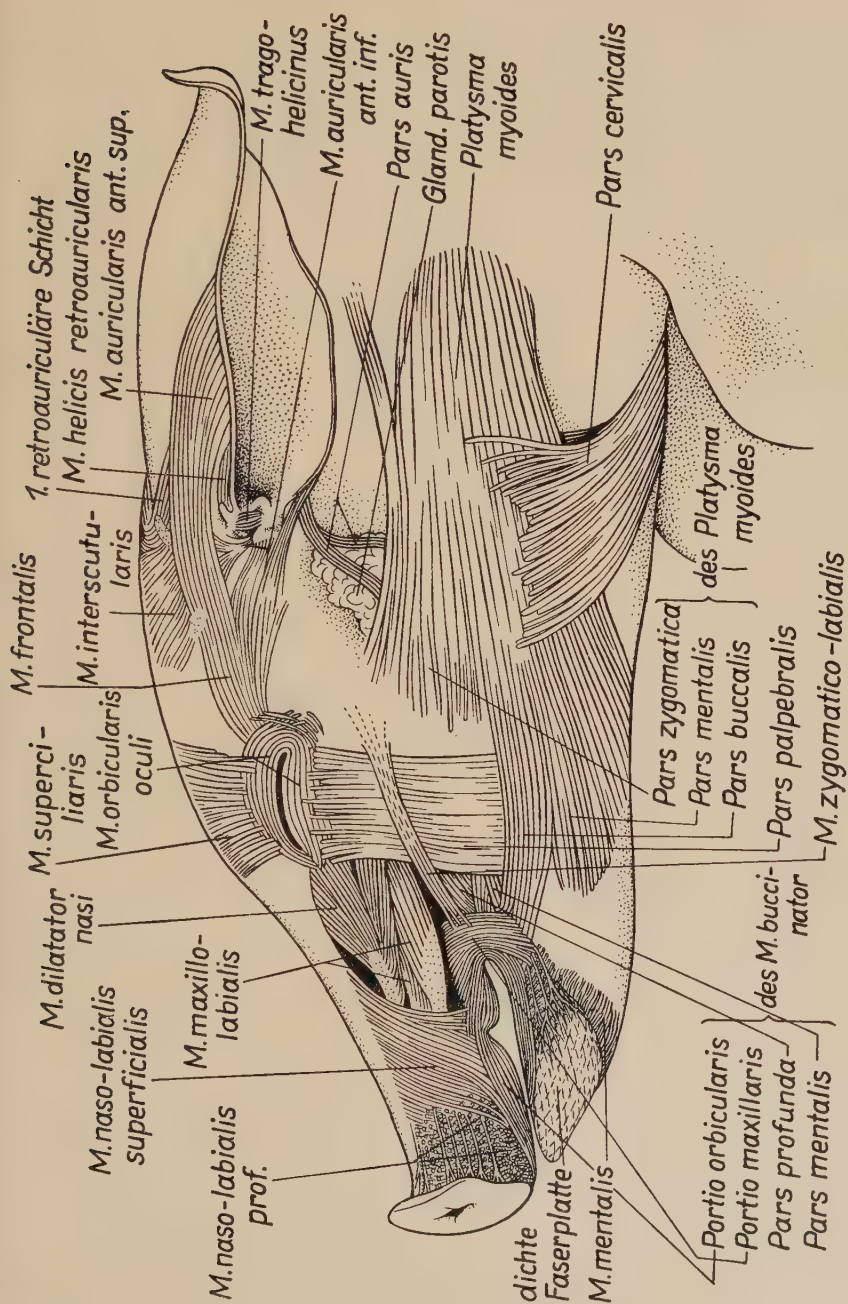


Abb. 1. Schwein B. Ansicht des Kopfes von lateral. Oberflächliche Muskelschicht: Platysma myoides, Sphincter colli profundus und seine Derivate

derben Fascie, welche die von der Scapula zum Humerus ziehenden Muskeln umhüllt. Lediglich beim Schwein B entspringen 2—3 Faserbündel getrennt von dem Hauptanteil der Fasern etwas dorsal. Das Platysma verläuft nach rostral leicht divergierend über den ventralen Anteil des M. trapezius und über die Glandula parotis, um sich fächerförmig über die Wange und die Ventralseite des Kopfes auszubreiten. Nach Verlauf und Ansatz können drei Portionen unterschieden werden: Pars zygomatica, Pars buccalis und Pars mentalis.

Sehr wechselnd in ihrer Ausdehnung nach rostral ist die Pars zygomatica. Die am weitesten dorsal gelegenen Faserbündel enden in dem festen Bindegewebe auf dem Proc. zygomaticus des Schläfenbeins hinter und unter dem Auge, ohne jedoch bis an den M. orbicularis oculi heranzureichen. Die ventral anschließenden Fasern enden auf der Masseterfascie caudal von der Pars palpebralis oder überdecken die Pars palpebralis mehr oder weniger vollständig.

Die Pars buccalis verläuft leicht konvergierend zum Mundwinkel. Ihre mittlere, weitaus stärkste Portion setzt in der Schleimhaut der Unterlippe in Mundwinkelnähe an, wenige ventrale Fasern heften sich an die Sehnenfasern der Pars mentalis des M. buccinator und die dorsale, dünne Platte der Pars buccalis durchsetzt horizontal den M. buccinator, zerlegt damit diesen Muskel in die Pars profunda und die Pars mentalis und inseriert in der Wangenschleimhaut.

Die ventralen Anteile der Partes mentales beider Seiten treffen sich in der ventralen Medianlinie in Höhe der Pars palpebralis in einer etwa 5 cm langen Raphe. Weiter nach dem Kinn zu trennen sich die beiden Muskelzüge wieder und laufen in einzelnen Fasern auf dem Bindegewebe der Mandibula aus.

Ellenberger und Baum beschreiben beim Schwein als Rest des ursprünglichen Platysma den M. cutaneus faciei und in seiner Fortsetzung den M. cutaneus labiorum. Diese Muskeln entsprechen unserem Platysma myoides, der M. cutaneus labiorum wäre dementsprechend identisch mit der Pars buccalis. Den von ihnen erwähnten M. cutaneus frontalis habe ich bei keinem Exemplar gefunden. Vielleicht bezeichnen Ellenberger und Baum damit den bei ihnen sonst nicht erwähnten M. occipitalis.

2. Retroaurikuläre Muskulatur

Die retroaurikuläre Muskulatur gliedert sich beim Schwein wie bei den bisher untersuchten Arten in drei übereinanderliegende Schichten. Ihre genetische Ableitung ist auf Grund der Befunde beim Schwein unmöglich, stehen doch diese Muskeln mit keinem anderen Teil der oberflächlichen Facialismuskulatur muskulös oder hinsichtlich ihrer Innervation in Zusammenhang. Ich halte jedoch die Befunde Hubers beim Hund, die später Meinertz und Frick bei den von ihnen untersuchten Arten bestätigen konnten, für so eindeutig, daß mir die Ableitung der retroaurikulären Muskulatur vom *Platysma cervicale* sicher erscheint.

Ohrknorpel und Scutulum (Abb. 5)

Mit Boas (1912) unterscheiden wir am Vorder- und Hinterrand des Ohres je 6 Einschnitte (*Incisurae antt. sive postt. 1—6*), durch die 7 Knorpelvorsprünge abgegrenzt werden: *Anteron 1—7*, *Posteron 1—7*. Die *Inc. ant. 1* und die *Inc. post. 1* gehen durch den Ohrknorpel ineinander über. Dadurch wird das proximale Ende des Ohrknorpels als *Cartilago anularis* abgegrenzt, die mit dem knöchernen Gehörgang beweglich verbunden ist. Daran schließt sich der zusammengerollte Teil des Ohrknorpels als *Tubus auris an*. Am Ende dieses knorpeligen Gehörganges stoßen *Ant. 5* (*mediales Crus helices*) und *Post. 4* (*Tragus*) zusammen und umgrenzen so den Eingang in den *Tubus auris*. Am hinteren Muschelrand ist zwischen *Post. 7* und *Post. 4* ein konkaver Ausschnitt, aus dem das kleine *Post. 5* (*Antitragus*) hervorragt. Der ganze vordere Rand ist umgekrempelt. *Ant. 4* ist sogar so weit eingeschlagen, daß es innen von *Ant. 5* zu liegen kommt. Etwa in Höhe von *Ant. 6* springt die *Plica principalis* (*Anthelix*) als Knorpelfalte im Muschelinnern vor. Sie erfährt beim Schwein eine nicht so starke Ausdehnung wie bei den anderen Säugetieren. Ihr entspricht auf der konvexen Dorsalseite der Muschel der *Sulcus transversus*, der die *Eminentia fossae conchae*, das Muschelgesäß, von der *Eminentia scaphae* trennt.

Das *Scutulum* trennt sich nach Futamura (1907) und Baum-Dobers durch den Zug der Muskulatur von der *Spina helices* des Ohrknorpels ab und lagert sich als Knorpelplatte in die fronto-aurikuläre Muskulatur ein. Es hat beim Schwein fast

die Form eines gleichseitigen Dreiecks und ist über die Fläche in cranio-caudaler Richtung leicht gekrümmt.

a) *Cervico-aurikuläre Muskulatur*

Die erste der retroaurikulären Schichten ist beim Schwein in jedem Falle von den tieferliegenden Schichten gut abzugrenzen. Die zweite und dritte Schicht sind im caudalen Bereich ebenfalls deutlich voneinander getrennt, während sie weiter cranial bisweilen so innig verbunden sein können, daß eine Schichten-einteilung sehr schwierig ist.

1. Schicht: *M. cervico-scutulo-auricularis* (Abb. 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9)

Die Veterinäranatomen trennen die erste Schicht in zwei verschiedene Muskeln (*M. cervico-scutularis* und *M. adductor medius*), die allérdings nach *Ellenberger-Baum* ineinander übergehen können. Die cervikalen und aurikulären Anteile hängen aber so eng zusammen, daß ich keine Berechtigung erkenne, hier eine Teilung des einheitlichen Muskels vorzunehmen. Entsprechend ihrer Lage ist die erste Schicht am besten als *M. cervico-scutulo-auricularis* zu charakterisieren und nach Verlauf und Ansatz können drei Portionen unterschieden werden:

Portio cervico-auricularis,

Portio cervico-scutulo-auricularis,

Portio interscutularis.

Allen drei Teilen liegt ein gemeinsamer Ursprung zugrunde. Die erste Schicht entspringt als dicker, querovaler Muskelstrang von dem Bindegewebe über der dritten Schicht, ohne die Mittellinie zu erreichen. Der Muskel verläuft über die zweite Schicht in Richtung zum caudalen Scutulumwinkel, wird hier breiter und flacher und läßt dann die genannten drei Portionen unterscheiden. Wenige mediale Fasern behalten die bisherige Verlaufsrichtung bei. Sie gelangen etwas unter den *M. interscutularis* und werden als Portio interscutularis abgetrennt.

Der mittlere Anteil der ersten Schicht, die Portio cervico-scutulo-auricularis, ist am stärksten entwickelt. Seine Fasern laufen in Scutulumnähe zunehmend parallel zu dem *M. interscutularis* und gelangen unter den caudalen, etwas aufgebogenen Winkel des Scutulums. Sie sind zwar an der Unterfläche des Scutulums angeheftet, enden aber hier nicht, sondern treten weiterhin divergierend unter dem lateralen Scutulumrand hervor und breiten

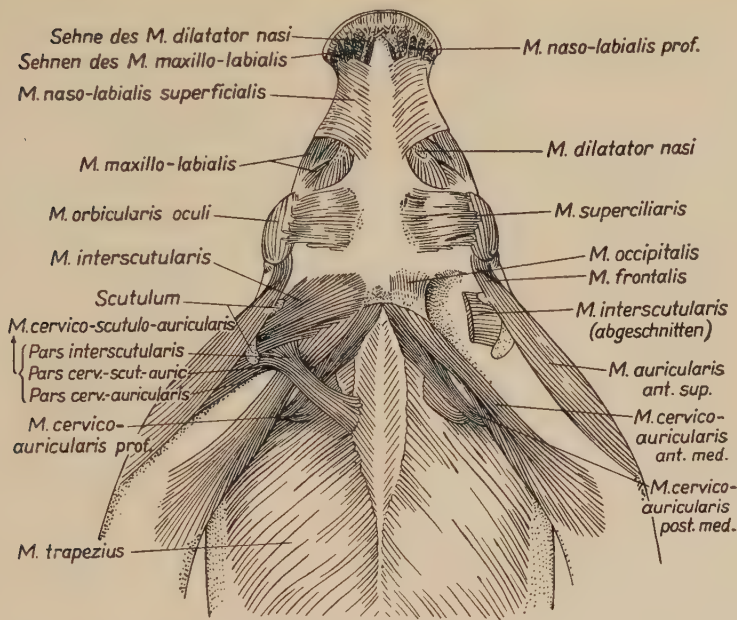


Abb. 2. Schwein B. Ansicht von dorsal. Retroaurikuläre Muskelplatte; Derivate der Pars intermedia und Pars oris des Sphincter colli profundus. (Auf der rechten Seite ist die 1. retroaurikuläre Schicht entfernt)

sich unter dem *M. auricularis ant. sup.* verlaufend auf dem medialen Teil des Muschelrückens aus. Diesem Anteil schließen sich lateral die wenigen, am Scutulum vorbeilaufenden Fasern der Portio cervico-auricularis an. Auf dem Muschelrücken sind beide Anteile nicht voneinander zu trennen. Sie setzen am langgestreckten, distalen Anteil von Ant. 6 an.

M. occipitalis (Abb. 2)

Huber beschreibt beim Hund einen medialen Anteil der ersten retroaurikulären Schicht, der sich weit unter den *M. interscutularis* ausbreitet. Die Veterinäranatomen nennen diese unpaare Muskelplatte *M. occipitalis*. Frick und Meinertz fanden bei den von ihnen untersuchten Arten ähnliche Verhältnisse.

Beim Schwein entspringt der Muskel als dünne, breite Muskelplatte vom Torus occipitalis, der Knochenleiste vor dem Ursprung der zweiten Schicht, und verläuft nach rostral. Lateral folgt sein Rand der Crista parietalis — er beschreibt also einen nach lateral konkaven Bogen —, sein medialer Rand verläuft annähernd parallel zur Mittellinie. Die Muskeln beider Seiten werden durch

eine Bindegewebsschicht getrennt, verschmelzen also nicht zu einer unpaaren Muskelplatte. Sie enden, fast vollständig vom *M. interseutularis* bedeckt, bald in der Galea aponeurotica über dem *Os frontale*. Obwohl keine Verbindung des Muskels mit der ersten Schicht nachzuweisen ist, habe ich doch keine Bedenken, ihn als deren Derivat aufzufassen. Dafür sprechen verschiedene Gründe:

1. Eine *Portio occipitalis*, wie sie andere Säugetiere aufweisen (Huber, Meinertz, Frick) gibt es beim Schwein nicht. Die Fasern der *Portio interseutularis* sind meist stark rudimentär, können aber so weit nach rostral reichen, daß sie den *M. occipitalis* bald mit der ersten Schicht verbinden (Schwein E).

2. Baum und Dobers leiten den *M. cervico-scutularis*, den *m. adductor medius* und den *M. occipitalis* aus einer gemeinsamen Muskelplatte ab, die von der hinteren Ohrmuskulatur abstammt. Damit ist auch für die ontogenetische Entwicklung der Zusammenhang dieser Muskeln bewiesen.

3. Die Trennung des *M. occipitalis* von der ersten Schicht kann durch den Druck des beim Schwein stark entwickelten *Torus occipitalis* entstanden sein.

4. Schließlich sprechen die Innervationsverhältnisse dafür. Das die *Portio interseutularis* der ersten Schicht innervierende Ästchen setzt sich unter dem *M. interseutularis* fort und endet im *M. occipitalis*.

2. Schicht: *M. cervico-auricularis medius* (Abb. 2, 3, 4)

Die zweite Schicht entspringt hauptsächlich vom *Os occipitale*, wird teilweise vom *M. interseutularis* und von der ersten Schicht

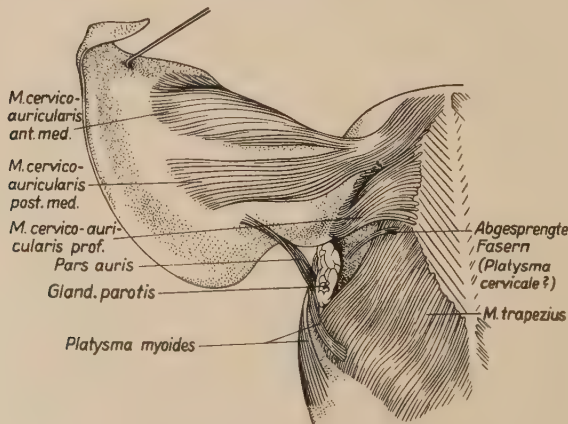


Abb. 3. Schwein B. Ansicht von dorso-caudal. Retroaurikuläre Muskulatur: 2. und 3. Schicht

bedeckt und breitet sich auf dem Muschelrücken aus. Im ansatznahen Verlauf sind zwei Portionen zu unterscheiden, ein *M. cervico-auricularis ant. med.* (*M. levator auris medius* der Veterinär-anatomen) und ein *M. cervico-auricularis post. med.* (*M. abductor longus* der Veterinär-anatomen). Beide Portionen haben im typischen Falle einen gemeinsamen Ursprung. Die cranialen Fasern entspringen vom *Torus occipitalis*, die caudal anschließenden von der *Fascia nuchae*, ohne die Mittellinie zu erreichen. Die zweite Schicht unterkreuzt in ihrem Verlauf den *M. cervico-scutulo-auricularis* und ist hier schon meist in die zwei Anteile getrennt.

Der *M. cervico-auricularis ant. med.* läuft divergierend auf die mediale Fläche des Muschelrückens, breitet sich hier mehr oder weniger weit heraufreichend aus, bis die einzelnen Fasern im Bindegewebe über dem Muschelknorpel auslaufen. Bis zum oralen Muschelrand reichen die Fasern nicht, vielmehr bleibt immer noch zwischen diesem Muskel und dem lateralen Rand des *M. auricularis ant. sup.* ein muskelfreies Stück der Muschel sichtbar.

Der *M. cervico-auricularis post. med.* verläuft ebenfalls divergierend auf die laterale Fläche des Muschelrückens, fächert sich aber nicht so stark auf wie der *M. cervico-auricularis ant. med.* Er überdeckt die *Mm. transversi* vollkommen und setzt distal davon im Bindegewebe des Muschelrückens an oder endet in linienförmigen Ansatz zwischen den Fasern der *Mm. transversi* und teilt dieses so in eine distale und proximale Reihe.

3. Schicht: *M. cervico-auricularis profundus* (Abb. 2, 3, 4, 8)

Der *M. cervico-auricularis profundus* stellt als starke, zusammenhängende Muskelplatte den am weitesten nach caudal reichenden und am tiefsten liegenden Teil der retroaurikulären Muskulatur dar. Er entspringt teils unter, teils caudal von der zweiten Schicht und reicht mit seinem cranialen Rand in der Regel bis unter die caudalen Fasern der zweiten Schicht. Beide Schichten sind hier schwer voneinander zu trennen. Bei Schwein C schiebt sich der *M. cervico-auricularis prof.* als dünne Muskellage zwischen den vorderen und hinteren Anteil der zweiten Schicht, so daß hier beide Portionen deutlich voneinander getrennt werden und auf der Oberfläche der zweiten Schicht noch Fasern der dritten Schicht erscheinen (Abb. 4). Im weiteren Verlauf sind die Schichten immer gut voneinander zu unterscheiden. Während die zweite Schicht

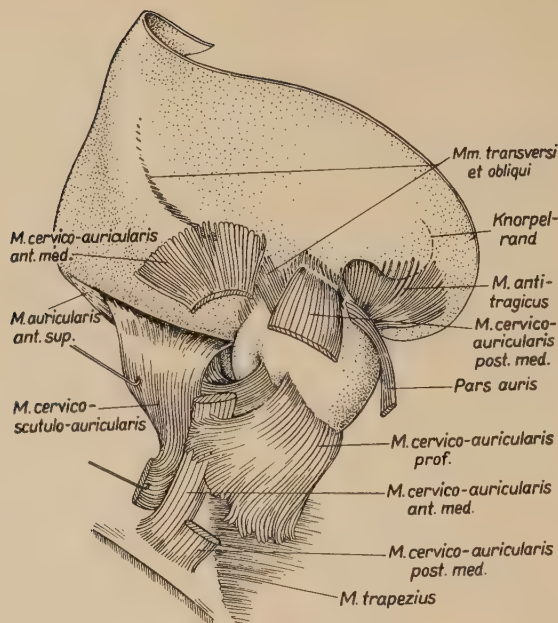


Abb. 4. Schwein C. Ansicht des rechten Ohres von dorso-caudal. Retroaurikuläre Muskulatur. (Die erste Schicht ist in ihrem Ursprung abgelöst und umgeschlagen, so daß ihre Unterfläche nach oben sieht. Zweite Schicht z. T. entfernt)

sich zum Muschelrücken wendet, endet die dritte Schicht caudal davon tief am Grund der Eminentia fossae conchae.

b) *Mm. auriculares proprii*

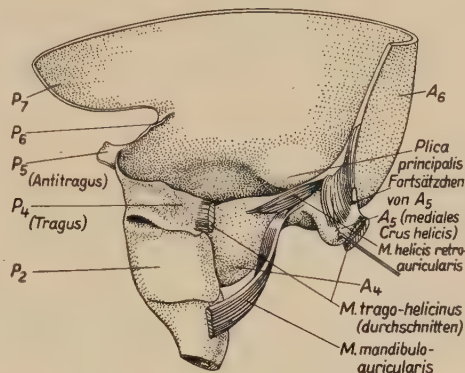
Die eine Gruppe dieser Muskulatur, die sich von der retroaurikulären Muskelplatte ableitet, läßt noch deutliche Beziehungen zur Stammuskulatur erkennen und breitet sich über dem Muschelrücken aus: *Mm. transversi et obliqui*. Die zweite Gruppe ist als *M. helcis retroauricularis* und *M. mandibulo-auricularis* auf die Vorderseite der Muschel gelangt. Von welcher der retroaurikulären Schichten sich diese Muskeln ableiten, wird nicht übereinstimmend beantwortet. Huber betrachtet sie als Derivat der dritten Schicht, Meinertz hält ihre Herkunft von der ersten und zweiten Schicht für wahrscheinlicher. Die Innervationsbefunde beim Schwein könnten dafür sprechen, daß sich die *Mm. auriculares proprii* von allen drei Schichten ableiten.

Mm. transversi et obliqui (Abb. 4)

Für die *Mm. transversi et obliqui* möchte ich wie Huber und Frick eine Herkunft von der dritten Schicht annehmen.

Unter diesen auf den Muschelrücken abgesprengten Partien treten besonders zwei Muskelzüge hervor, die Pars sulci transversi und die Pars marginalis.

Abb. 5.
Schwein C. Blick in die auseinander-
gespreizte Fossa conchae.
M. helix retroauricularis; M.
mandibulo-auricularis. (Der distale
Teil der Ohrmuschel ist ab-
getragen)



Die Pars sulci transversi beginnt dort, wo sich der Sulcus schon allmählich verflacht. Das schmale Muskelbändchen — zusammengesetzt aus nebeneinanderliegenden, in der Längsachse der Muschel verlaufenden, kleinen Fasern — spannt sich über den gewölbten Muschelrücken zum aboralen Muschelrand. Es wird in der Regel von der zweiten Schicht bedeckt. Die vom

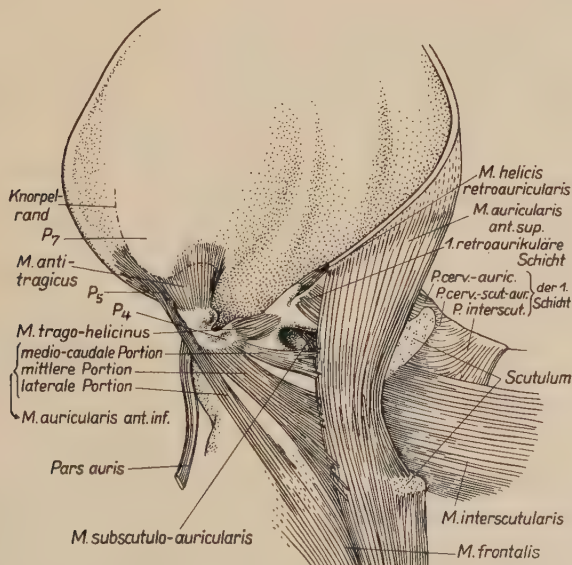


Abb. 6. Schwein C. Ansicht des rechten Ohres von rostral. Präaurikuläre Muskulatur

Ende des Sulcus transversus aus in Richtung zur Muschelspitze verlaufenden Fasern sind sehr variabel ausgebildet.

Der Einschnitt am aboralen Muschelrand wird durch eine einschichtige Faserplatte ausgefüllt. Die Fasern entspringen hauptsächlich vom oberen Rand des Post. 5 und setzen teils an der Innenfläche, teils an der Außenfläche des bogenförmigen Post. 7 an. Zunächst faßte ich diese Faserplatte auf Grund ihrer Inner-

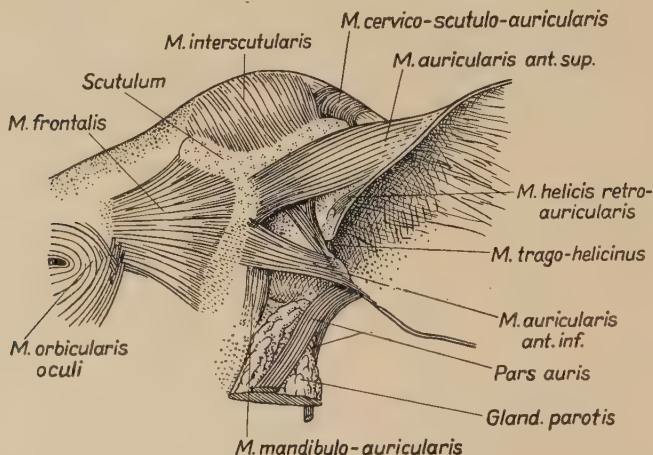


Abb. 7. Wilscheine E. Ansicht von lateral. Präaurikuläre Muskulatur

vation durch einen Zweig des R. retroauricularis I als Pars marginalis der Mm. transversi et obliqui auf. Bei Schwein D fand ich aber außerdem ein Nervenästchen in diesem Muskel, das sich von dem Zweig des R. temporalis ableitet, der den M. auricularis ant. inf. versorgt. Hier muß also die Muskelplatte aus zwei verschiedenen Anteilen entstanden sein. Auch Huber und Frick beschreiben an dieser Stelle zwei verschiedene Muskeln, eine Pars marginalis und einen M. antitragicus. Meinertz spricht nur von einem M. antitragicus. Ich möchte der Muskelplatte die gleiche Bezeichnung geben, um damit zum Ausdruck zu bringen, daß sie nicht nur als Pars marginalis der Mm. transversi et obliqui aufgefaßt zu werden braucht.

M. helicis retroauricularis (Abb. 1, 5, 6, 7, 9)

Der Verlauf des M. helicis retroauricularis ist bestimmt durch die eigenartigen topographischen Verhältnisse des vorderen Muschelrandes. Der größere Anteil der Fasern kommt von der Außenfläche des innen von Ant. 5 liegenden Ant. 6 und setzt an

der Innenfläche von Ant. 5 an. Die Fasern reichen nicht bis zum Post. 4, wie es Meinertz bei einigen Nagetieren beschreibt. Liegen hier Fasern, so sind es Anteile des M. trago-helycinus, die sich über den Muschelrand auf die Innenseite umgeschlagen haben und eine Fortsetzung des M. heliciis retroauricularis vor-
fäuschen (Abb. 5). Ein zweiter Anteil des Muskels kommt von der unteren Kante des Ant. 6, verläuft schräg abwärts und inse-

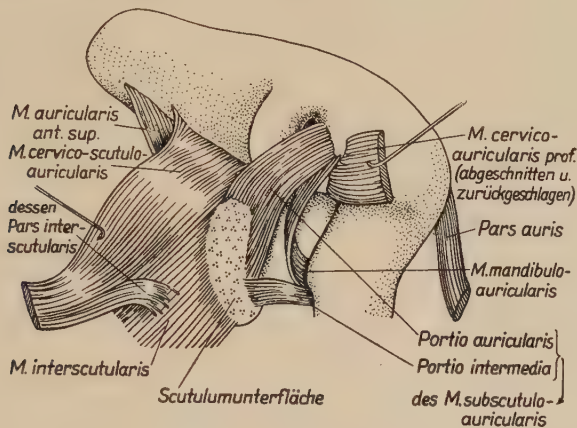


Abb. 8. Schwein C. Blick von caudal auf die Eminentia fossae conchae. (Ohrmuschel stark nach rostral gezogen. 1. retroaurikuläre Schicht und M. interscutularis vom Schädel abgelöst und hochgeschlagen)

riert an der oberen Kante auf der Außenfläche des Ant. 4 vor dem Ansatz des M. mandibulo-auricularis. Die Veterinäranatomen scheinen den M. heliciis retroauricularis in zwei verschiedene Muskeln zu trennen. Den ersten, von außen noch sichtbaren Abschnitt, nennen sie M. heliciis minor, während der zweite Abschnitt nach Ellenberger und Baum dem M. meatus cartilaginei identisch sein dürfte. Daß es sich bei diesem zweiten Abschnitt um einen M. concho-helycinus handelt, ist unmöglich, da der ganze Muskel retroaurikulär innerviert wird. Vielmehr scheint diese Teilung eine Weiterdifferenzierung der schon von Frick bei *Orycteropus* beschriebenen Gliederung des Muskels in 2 bis 3 Stränge zu sein.

M. mandibulo-auricularis (Abb. 5, 7, 8, 9)

Der M. mandibulo-auricularis hat seinen Ursprung an der Mandibula aufgegeben und entspringt sehnig von der Außenfläche und der dorsalen schmalen Fläche des Proc. jugularis. Im

Verlauf konvergieren die Fasern, so daß schließlich der Muskel nahe am Ansatz queroval erscheint. Er schlingt sich um den Tubus auris und setzt am Muschelgesäß in Höhe des Ant. 4 an. Die Veterinäranatomen bezeichnen ihn als *M. tragicus*, Boas und Paulli nennen ihn *M. temporo-auricularis*.

II. Der Sphincter colli profundus und seine Derivate

Der Sphincter colli profundus bildete primär eine geschlossene Muskelplatte mit transversal verlaufenden Faserzügen. Nach Huber und Meinertz haben die dorsalen Anteile des tiefen Sphincters Beziehungen zu den Schädelöffnungen — Auge, Ohr Mund, Nase — gefunden und sich den neuen Funktionen entsprechend mehr oder weniger differenziert. Die ventralen Anteile laufen beim Hund und bei den Nagetieren noch zum größten Teil undifferenziert bogenförmig um die Ventralseite des Kopfes. Bei *Orycteropus* (Frick) sind diese Abschnitte weitgehend reduziert, beim Schwein erreichen sie selten die ventrale Medianlinie, sie sind meist vollkommen zurückgebildet. Auf Grund vergleichend-anatomischer Betrachtungen und unter Einbeziehung der Innervationsverhältnisse kann der tiefe Sphincter beim Schwein in folgende Abschnitte unterteilt werden:

1. Pars cervicalis,
2. Pars auris,
3. Pars intermedia,
 - a) Präaurikuläre Muskulatur,
 - b) Orbito-nasale Muskelgruppe,
4. Pars palpebralis,
5. Pars oris.

1. Pars cervicalis (Abb. 1, 9)

Meinertz beschreibt als erster bei den hystricomorphen Nagern diesen Muskelzug, der vom Sternum entspringt und nach dorso-cranial verläuft. Frick fand bei *Orycteropus* ähnliche Verhältnisse. Beim Schwein entspringt die Pars cervicalis von dem spornartig hervorragenden cranialen Teil des Sternums und mit wenigen Fasern auch weiter lateral davon von der oberflächlichen Halsfaszie. Der kräftige Muskelzug verläuft leicht divergierend in dorso-cranialer Richtung und umfaßt zangenartig den ventralen Teil des *Platysma myoides*. Die oberflächlichen Fasern legen sich auf die Außenfläche des *Platysma*, die tiefen Fasern

der Pars cervicalis sind an dessen Unterseite geheftet. Bei Schwein E legt sich der gesamte caudale Anteil der Fasern auf das Platysma, der craniale Teil darunter. Hier ergibt sich also nicht ein zangen-, sondern ein scherenförmiges Umgreifen des Platysma. Einige rostrale Fasern des tiefen Anteils können sehr weit nach oral unter das Platysma reichen und sich der ursprungsnahen Portion der Pars auris anlagern. Boas und Paulli sprechen hier von einem regelrechten Übergang der Fasern. Sie messen diesem Befund eine große Bedeutung zu, halten sie doch die Pars cervicalis für den Sphincter superficialis. Der oberflächliche Sphincter ist aber in seinem primitiven Zustand immer als dünne Lage einzelner Muskelfasern beschrieben, die direkt unter der Haut liegen. Bei den meisten Säugetieren ist er weitgehend reduziert oder sogar völlig geschwunden (Ruge, Huber, Meinertz, Frick). So erscheint eine solch ausgeprägte Differenzierung unwahrscheinlich, ist doch dieser „Sphincter superficialis“ ein außerordentlich kräftiger Muskelzug, der seiner Lage und seinem Verlauf nach in keiner Beziehung steht zu dem ursprünglichen Verhalten des oberflächlichen Sphincters.

2. Pars auris (Abb. 1, 4, 6, 7, 8, 9)

Die Pars auris wird von den Veterinäranatomen auf Grund ihrer Funktion als M. depressor auris bezeichnet. Beim Schwein ist sie in zwei Schenkel geteilt, die die Parotis umfassen.

Die vordere, oberflächliche Portion entspringt fächerförmig auf der seitlichen Wangengegend zwischen der Masseterfascie und der Pars zygomatica des Platysma. Sie verläuft in Richtung zum Muschelgesäß und tritt auf dem dorsalen Zipfel der Parotis als schwacher, querovaler Muskel immer näher an die aus der Tiefe kommende Portion heran. Diese tiefe Portion der Pars auris entspringt in Höhe des ventralen Platysmarandes von der Parotiskapsel und geht nach kurzem, caudalgerichteten Verlauf in die transversale Verlaufsrichtung über. Wenige Fasern kommen von caudal her und können — wie oben beschrieben — Beziehungen zur Pars cervicalis haben. Als schmales Muskelbändchen läuft nun dieser Teil der Pars auris zwischen der Innenfläche der Parotis und der Glandula submaxillaris nach dorsal und gelangt, um die Parotis herumgreifend oder diese durchsetzend, auf deren dorsalen Zipfel. Hier vereinigen sich beide Teile der Pars auris,

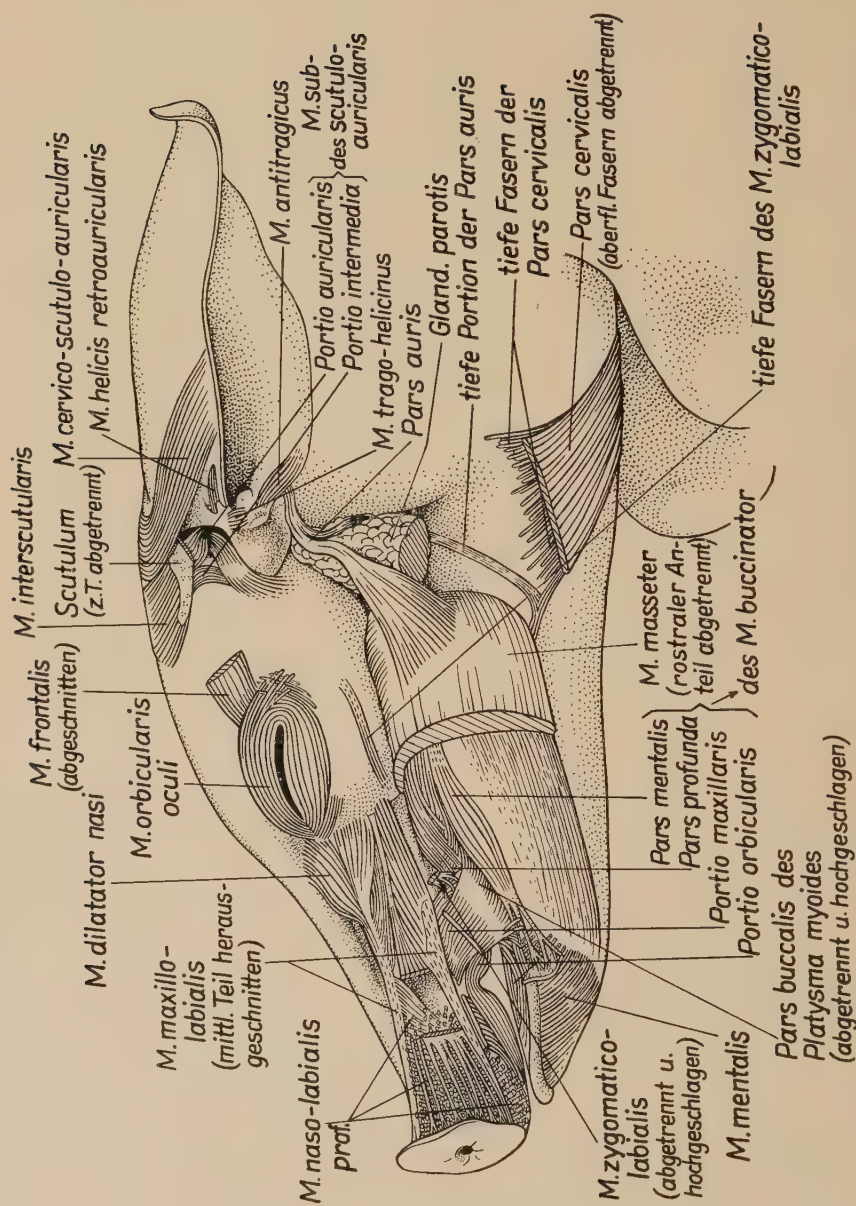


Abb. 9. Schwein B. Ansicht des Kopfes von lateral. Sphincter colli profundus. (Platysma myoides, M. nasolabialis superficialis, M. superciliaris, Pars palpebralis und die oberflächlichen Anteile der präaurikulären Muskulatur abgetragen)

schlingen sich um das Muschelgesäß und setzen unterhalb der Pars sulci transversi nahe am lateralen Knorpelrand an.

3. Pars intermedia

Die Pars intermedia breitet sich ursprünglich als dünne Muskelschicht zwischen Ohr und Auge aus. Durch den Druck des sich differenzierenden Platysma wird sie im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in die Pars intermedia ventralis und Pars intermedia dorsalis getrennt. Die ventrale Portion behält im Gegensatz zur dorsalen ihre transversale Verlaufsrichtung bei (Huber, Meinertz). Bei *Orycteropus* (Frick) ist die Pars intermedia ventralis stark reduziert, beim Schwein vollkommen geschwunden.

Im Gegensatz dazu hat die Pars intermedia dorsalis eine großartige Differenzierung erfahren, die noch durch die Einlagerung des Scutulums begünstigt wurde. Die Katze besitzt noch einen einheitlichen Muskelzug vom Ohr über die Orbita bis zur Schnauze, der in engem Zusammenhang steht mit dem M. auriculo-labialis (Huber: Intermedio-auriculo-labialis-Platte). Im Laufe der Entwicklung hat sich die Pars intermedia immer mehr differenziert und sich vor der unteren Kante des Scutulums in zwei Schichten gespalten (Huber, Meinertz, Frick). Beim Schwein wird diese Aufteilung nicht mehr deutlich, da sich die einzelnen Schichten hinsichtlich ihrer Lagebeziehung verschieden ausgebildet haben. Nach den topographischen Verhältnissen unterscheiden wir die präaurikuläre Muskulatur mit dem M. zygomatico-labialis und die orbito-nasale Muskelgruppe, die sich nach rostral abgewandt hat.

a) Präaurikuläre Muskulatur

Zu dieser Gruppe gehören der M. zygomatico-labialis, die Muskeln, die Beziehungen zur Ohrmuschel gefunden haben: M. auricularis ant. sup., M. auricularis ant. inf., M. subscutulo-auricularis und die Mm. auriculares proprii laterales.

M. zygomatico-labialis (Abb. 1, 9)

Der M. zygomatico-labialis, der dem M. zygomaticus der Veterinär-anatomen und dem M. auriculo-labialis anderer Säuger entspricht, wurde von Ruge wegen seines innigen Zusammenhangs mit dem Platysma als dessen Derivat aufgefaßt. Huber dagegen leitete ihn unter Berücksichtigung der Innervationsverhältnisse von der Pars intermedia ab (Intermedio-auriculo-

labialis-Platte). Auch bei den Nagetieren ist er eine direkte Abspaltung der undifferenzierten tiefen Schicht der Pars intermedia, die Meinertz als Intermediärplatte bezeichnet. Wenn beim Schwein auch keine Intermediärplatte mehr nachzuweisen ist, so möchte ich doch entgegen der Ansicht von Boas und Paulli, die die Ableitung Ruges vertreten, an eine Zugehörigkeit des M. zygomatico-labialis zur Pars intermedia glauben. Der Muskel entspringt sehnig auf dem festen Bindegewebe über dem Jochbogen, zieht als schmales Muskelbändchen über die Pars palpebralis nach rostral und durchsetzt den M. buccinator zwischen dessen Pars orbicularis und Pars profunda. Er endet in der Schleimhaut des Mundwinkels. Wenige Fasern verlieren sich auf der Pars orbicularis und auf den unter der Pars orbicularis liegenden Lymphknoten.

Der M. zygomatico-labialis verläuft bei vielen Säugetieren über die Pars palpebralis (siehe Ruge, Huber, Boas und Paulli), bei einigen Formen dagegen überdeckt die Pars palpebralis den Muskel (Huber, Frick). An das letztgenannte Verhalten erinnern noch die Verhältnisse bei Schwein B. Hier liegt außer dem typisch verlaufenden M. zygomatico-labialis ein kleines Muskelbändchen unter der Pars palpebralis, das dieselbe Verlaufsrichtung hat, jedoch schon am Os maxillare caudal vom Ursprung des M. maxillo-labialis endet.

M. auricularis anterior superior (Abb. 1, 2, 4, 6, 7, 8)

Die Veterinäranatomen bezeichnen diesen Muskel als M. adductor auris superior, während ihn Boas und Paulli wegen seines engen Zusammenhangs mit dem M. frontalis als dessen Pars transiens betrachten. Schon Huber fand bei der Katze einen Übergang dieses Muskels in den M. frontalis und spricht deshalb von einem M. orbito-auricularis. Da er auch beim Hund noch einen Übergang einzelner Fasern feststellen konnte, hielt er dieses Verhalten beim Hund für eine Differenzierung des ursprünglich einheitlichen Muskels bei der Katze. Auch bei den Nagetieren reicht ein Frontalisanteil bis zur Ohrmuschel. Meinertz konnte aber zeigen, daß dieser M. frontalis auricularis genau wie der M. auricularis ant. sup. ein Derivat der oberflächlichen Schicht ist, während sich der eigentliche M. frontalis (orbicularis) aus der tiefen Schicht der Pars intermedia herleitet. Deshalb nimmt Frick, der ähnliche Verhältnisse auch bei Oryc-

teropus fand, an, daß es sich um eine sekundäre Verschmelzung beider Muskeln handelt.

Beim Schwein entspringt der *M. auricularis ant. sup.* längs des oralen Muschelrandes vom Ant. 6 und verläuft als dünne Muskelplatte zum Scutulum. Der Hauptanteil des Muskels schiebt sich zwischen die Fasern des *M. frontalis* und scheint bei oberflächlicher Betrachtung in diesen überzugehen. Die Fasern greifen aber nur ineinander, verzahnen sich — etwa so, wie wenn man zwei Kämme ineinandersteckt — um dann doch am Knorpel anzusetzen. Es sind nur wenige oberflächliche Fasern des *M. frontalis*, die mit den *Auricularis*-Fasern verlaufen, ohne am Knorpel anzusetzen. Abweichende Verhältnisse zeigt Schwein E. Hier enden beide Muskeln in gerader Ansatzlinie auf dem Scutulum, ohne ineinander überzugehen (Abb. 7). Dieses Verhalten dürfte wohl das ursprüngliche sein und somit für die Ansicht von Frick sprechen, daß der Zusammenhang beider Muskeln auf einer sekundären Verbindung beruht.

M. interscutularis (Abb. 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9)

Die Veterinäranatomen betrachten diesen Muskel zusammen mit dem *M. cervico-scutularis* und dem *M. fronto-scutularis* als Teil eines großen *Scutularis*. Sie lassen damit die genetischen Zusammenhänge vollkommen außer acht.

Beim Schwein entspringt der *M. interscutularis* von der Galea aponeurotica über dem Os frontale, ohne bis zur Mittellinie zu reichen. Der Muskel verläuft transversal und setzt am medialen Scutulumrand an. Dem caudalen Rand dieses Muskels schließt sich die *Portio cervico-scutulo-auricularis* der ersten Schicht an.

M. auricularis anterior inferior (Abb. 1, 6, 7)

Der *M. auricularis ant. inf.* entspringt auf einer relativ kleinen Fläche am Tragus und dem daran anschließenden Muschelrand und breitet sich in cranio-dorsaler Richtung fächerförmig aus. Man kann drei mehr oder weniger gut abgrenzbare Muskelbänder unterscheiden. Die Veterinäranatomen sondern die medio-caudale Portion als unteren Einwärtszieher von dem übrigen Teil des Muskels, dem äußeren Einwärtszieher ab. Boas und Paulli fassen alle drei Teile als *M. adductor inf.* zusammen.

Die medio-caudale Portion, die bei allen Exemplaren am besten abgrenzbar ist, entspringt von der unteren Kante des Post. 4, direkt im Anschluß an den *M. trago-helicinus*. Das dünne Muskel-

bändchen verbreitert sich nach dem Ansatz zu, strahlt zwischen die Fasern des *M. auricularis ant. sup.* ein und setzt teils am Scutulum, teils im Bindegewebe unter dem Rand des *M. auricularis ant. sup. an.* Bei Schwein C gelangen noch wenige Fasern auf die Unterfläche des Scutulums und inserieren nahe am Ursprung des *M. subscutulo-auricularis*. Es liegt nahe, diese medio-caudale Portion auf Grund ihrer Lage zwischen dem Hauptteil des *M. auricularis ant. inf.* und dem *M. trago-helicinus* dem *M. trago-tubo-helicinus* anderer Arten gleichzusetzen. Da sie aber weder Beziehungen zur Tube noch zur Helix hat, läßt sich keine sichere Aussage machen.

Die mittlere Portion, die zum größten Teil von Post. 4 und die laterale Portion, die hauptsächlich von Post. 5 im Anschluß an den *M. antitragicus* entspringt, sind oft nicht so scharf voneinander zu trennen. Der mittlere Anteil setzt am Scutulumrand an. Wenige Fasern verlaufen mit dem *M. frontalis* weiter nach rostral. Die laterale Portion strahlt fächerförmig aus und endet im festen Bindegewebe auf dem Os temporale an der Wurzel des Jochbogens. Hier entspringt meist schon zwischen diesen Fasern die laterale Portion des *M. frontalis*. Bei Schwein E fand ich analog dem Verhalten auf der Scutulumfläche eine scharfe Trennung zwischen *M. auricularis ant. inf.* und *M. frontalis*. Zwischen diesen beiden Muskeln lag hier lediglich eine Sehnenplatte. Diese Platte ist aber nicht als Rest einer ursprünglich muskulären Verbindung zu werten (Huber).

Mm. auriculares proprii laterales (Abb. 1, 6, 7, 9)

Die *Mm. auriculares proprii laterales* scheinen beim Schwein entgegen der Ansicht von Meinertz auf Grund der Innervationsverhältnisse und des topographischen Bildes genetisch mit dem *M. auricularis ant. inf.* in Zusammenhang zu stehen. Im typischen Falle sind drei kleine Muskeln nachzuweisen: *M. concho-helicinus*, *M. trago-helicinus* und *M. trago-tubo-helicinus*.

Beim Schwein kann ich mit Sicherheit nur einen *M. trago-helicinus* finden, der mit kurzen, dicht übereinandergelagerten Fasern den Spalt zwischen Post. 4 und Ant. 5 überbrückt. Er wird deshalb von Boas und Paulli als *M. fissuralis* bezeichnet. Die Veterinäranatomen nennen ihn *M. antitragicus*. Bei Schwein C greift dieser Muskel mit einer dünnen Platte auf die Innenseite

der Muschel über und spannt sich auch hier vom Tragus zur Helix (Abb. 5).

M. subscutulo-auricularis (Abb. 8, 9)

Der *M. subscutulo-auricularis* verläuft nach den bisherigen Untersuchungen in der Regel von der Scutulumunterfläche zum Muschelgesäß. Er ist zweifellos von der tiefen Schicht der *Pars intermedia* abzuleiten (Huber). Meinertz fand diesen Muskel beim Kaninchen zweigeteilt und bezeichnet diese beiden zum Ohr ziehenden Teile nach ihrer genetischen Ableitung als *M. subscutulo-auricularis frontalis* und *M. subscutulo-auricularis intermedius*. Auch beim Schwein ist der Muskel zweigeteilt. Die größere Portion entspringt auf der Unterfläche des Scutulums von der lateralen Randpartie bis zum caudalen Rand hin und verläuft konvergierend zum Muschelgesäß. Im ansatznahen Teil verläuft diese *Portio auricularis* neben dem von ventral kommenden *M. mandibulo-auricularis* her und setzt medial von diesem an der *Eminentia fossae conchae* an. Diese *Portio auricularis* entspricht dem *M. rotator longus* der Veterinäranatomen und ist identisch mit dem *M. subscutulo-auricularis (frontalis)* anderer Säugetiere.

Die zweite Portion des Muskels dürfte wohl dem *M. subscutulo-auricularis intermedius* beim Kaninchen gleichzusetzen sein. Diese *Portio intermedia* — von den Veterinäranatomen als *M. rotator brevis* bezeichnet — entspringt von der Unterfläche des lateralen Scutulumwinkels, noch oral von den langen Fasern der *Portio auricularis*. Sie hat ihren Ansatz am Ohr aufgegeben und endet auf dem *Proc. zygomaticus*, teils oral, teils dorsal von der Ursprungsfläche des *M. mandibulo-auricularis*. Schwein E dürfte noch an die Verhältnisse beim Kaninchen erinnern, denn hier zieht die *Portio intermedia* schräg nach ventro-caudal und setzt hinter dem *M. mandibulo-auricularis* an der Wurzel des Jochbogens, nahe vor dem *Meatus acusticus externus* an.

b) Orbito-nasale Muskelgruppe

Die orbito-nasale Muskelgruppe leitet sich zweifellos von dem rostralen Anteil der *Pars intermedia* her und umfaßt beim Schwein den die Faserrichtung der präaurikulären Muskeln fortsetzenden *M. frontalis*, den *M. orbicularis oculi* und den sich daraus ableitenden *M. superciliaris*.

M. frontalis (Abb. 1, 2, 6, 7, 9)

Der *M. frontalis*, der vom Proc. temporalis des hinteren oberen Orbitalrandes entspringt und zum Scutulum und zum Os temporale zieht, wird von den Veterinäranatomen als Teil eines großen *M. scutularis* aufgefaßt und nach seinen Ansätzen als *M. fronto-scutularis* und *M. temporo-scutularis* bezeichnet. In der Regel wird er im Ursprung vollkommen bedeckt vom *M. orbicularis oculi*. Nur bei Schwein E entspringt der größte Anteil des Muskels caudal und medial vom *M. orbicularis* auf dem Os frontale. Der Hauptanteil des *M. frontalis* inseriert auf der Scutulumboberfläche, indem er sich zwischen die dort entspringenden Fasern des *M. auricularis ant. sup.* schiebt. Die lateralen Anteile des Muskels setzen auf dem Os temporale im Bindegewebe zwischen den dort entspringenden Fasern des *M. auricularis ant. inf. an.*

M. orbicularis oculi (Abb. 1, 2, 9)

Der beim Schwein einschichtige *M. orbicularis oculi* umgibt die Lidspalte. Am medialen Augenwinkel liegen seine Fasern eng zusammen, sie sind hier auf ein relativ kleines Ursprungs- und Ansatzfeld, auf das Lig. palpebrale mediale, angewiesen. Von hier aus verlaufen die Fasern in den Lidern um den lateralen Augenwinkel herum und inserieren wieder am Lig. palpebrale mediale. Wenige äußere Fasern überkreuzen sich am lateralen Augenwinkel und enden hier. Ihnen schließen sich rostral und caudal Fasern an, die nicht die Lidspalte vollständig umgrenzen, sondern nur in einem kleinen Sektor ausgebildet sind. Ich sehe keine Veranlassung, sie wie Boas und Paulli als *Mm. prae- und postorbicularis* abzugrenzen. Sie stellen lediglich äußere, stark verkürzte Fasern des *M. orbicularis* dar. Huber fand einen engen Zusammenhang des Unterlidanteils mit dem *M. zygomatico-labialis*, den auch Frick bestätigen konnte. Beim Schwein erinnert noch die Innervation an diesen muskulösen Zusammenhang. Hier nimmt der Unterlidanteil hauptsächlich infraorbitale Äste aus dem *R. bucco-labialis inf.* auf.

M. superciliaris (Abb. 1, 2)

Der *M. superciliaris*, der mit dem *M. corrugator supercillii* (Ellenberger und Baum) und mit dem *M. supraorbitalis* (Boas und Paulli) identisch ist, entspringt beim Schwein von der Galea aponeurotica und verläuft als dünner Muskelfächer

leicht konvergierend über den Oberlidanteil des *M. orbicularis*, ohne jedoch bis zum Lidrand zu reichen. Seine direkte genetische Abstammung von *M. frontalis* (Huber) scheint mir für das Schwein unwahrscheinlich, da ich oft einen engen Zusammenhang mit dem *M. orbicularis oculi* feststellen konnte. Bei Schwein B setzen z.B. seine rostralen Anteile noch unter den Orbicularis-Fasern am Lig. palpebrale mediale an. Mit Boas und Paulli bin ich der Ansicht, daß der *M. superciliaris* ein Derivat des *M. orbicularis* ist.

4. Pars palpebralis (Abb. 1)

Als einziger Muskel von den Derivaten des Sphincter colli profundus hat die Pars palpebralis den rein transversal gerichteten Verlauf beibehalten. Sie kommt beim Schwein nicht mehr von der ventralen Medianlinie, sondern entspringt mittels einer feinen Sehnenplatte zwischen Masseterfascie und Platysmaunterfläche. Ihre caudalen Anteile sind oft noch kürzer. Sie entspringen nicht selten erst unter dem ursprungsnahen Teil des *M. zygomatico-labialis* (Schweine A, C, E). Als breites Muskelband legt sich die Pars palpebralis auf den Unterlidanteil des *M. orbicularis*, reicht aber nicht bis zum Lidrand.

5. Pars oris

Die Pars oris hat beim Schwein eine weitgehende Differenzierung erfahren und sämtliche Schnauzenmuskeln geliefert. Der *M. buccinator* bildet die muskulöse Grundlage der Wangen und der Lippen und läßt noch einen Übergang in den *M. mentalis* erkennen. Der *M. dilatator nasi* und der *M. maxillo-labialis* dienen zur Bewegung des Rüssels. Ihre Sehnen werden von den senkrecht zur Haut laufenden Fasern des *M. naso-labialis profundus* durchsetzt und von dem *M. naso-labialis superficialis* überdeckt.

M. buccinator (Abb. 1, 9)

Eine deutliche Teilung des *M. buccinator* in dorsale und ventrale Portionen (Huber) läßt sich beim Schwein nicht nachweisen. Der Muskel ist stärker differenziert als beim Hund, wenn er auch nicht eine solch hochgradige Aufteilung in einzelne Abschnitte aufweist wie bei den Nagetieren (Meinertz). In topographisch sinnvoller Weise lassen sich folgende Abschnitte unterteilen: 1. Pars orbicularis, 2. Pars profunda, 3. Pars mentalis.

1. *Pars orbicularis oris*

Die Fasern, die in der Lippe verlaufen, werden als eigentliche Portio orbicularis abgetrennt. Sie reichen in der Oberlippe bis zur Rüsselscheibe, entspringen hier von der Haut oder Schleimhaut der Lippe und verlaufen in Richtung zum Mundwinkel. Ein großer Anteil der Fasern setzt vor der Ausbuchtung der Oberlippe über dem Hauzahn schon wieder an, wenige Anteile gehen in der Oberlippe weiter und nehmen erneut Fasern auf, die von der Schleimhaut entspringen. Diese ziehen meist ohne Unterbrechung um den Mundwinkel und setzen in der Schleimhaut der Unterlippe an, ohne bis zum rostralen Schnauzenende zu reichen.

Bei vielen anderen Säugetieren schließen sich an die Portio orbicularis Fasern an, die von der Haut der Schnauze oder des Kinns entspringen. Diese Anteile haben beim Schwein Beziehungen zum knöchernen Schädel gefunden und werden als Portio maxillaris abgetrennt. Ihre Fasern entspringen in einer Schicht am Os maxillare, ventral vom Foramen infraorbitale, verlaufen bogenförmig oder fast transversal am Mundwinkel vorbei und schließen sich in der Hauptsache der Portio orbicularis der Unterlippe an. Die caudalen Anteile enden auf den Sehnen der Pars mentalis des M. buccinator und auf der Pars buccalis des Platysma. Die der Portio maxillaris entsprechenden Fasern von der Mandibula stellen den Übergang zum M. mentalis dar und werden mit diesem Muskel beschrieben.

2. *Pars profunda*

Die Pars profunda bildet die muskulöse Grundlage der Wange. Ihre Fasern entspringen sehnig vom oralen Rand des Proc. muscularis der Mandibula und vom Alveolarrand der Mandibula und Maxilla und laufen in Richtung zum Mundwinkel. Die oberflächlichen Anteile überschneiden sich zum Teil in der Mitte des Muskels caudal vom Angulus oris. Die von der Mandibula kommenden Fasern beschreiben hier einen nach ventral konkaven Bogen und verlaufen zum größten Teil mit den von der Maxilla kommenden Fasern, die die Mittellinie überkreuzen, zur Unterlippe und schließen sich der Portio orbicularis an. Diese Anteile trennt Frick bei *Orycteropus* als Pars longitudinalis ventralis ab. Eine entsprechende Pars longitudinalis dorsalis ist beim Schwein nur schwach ausgebildet. Die tiefen Anteile der Pars

profunda durchflechten sich noch stärker als die oberflächlichen Fasern und setzen in der Schleimhaut hinter dem Mundwinkel und in der Wangenschleimhaut an.

3. *Pars mentalis*

Die *Pars mentalis* entspringt ebenfalls vom hinteren Alveolarrand der Mandibula, trennt sich aber schon früh von der *Pars profunda* und läuft als runder Muskelbauch unter der *Pars buccalis* des *Platysma* zum Kinn. Hier geht die *Pars mentalis* schon früh in mehrere starke Sehnen über, die sich immer mehr verzweigen und aufteilen, so daß auf dem *M. mentalis* eine derbe Faserplatte entsteht, die sich mit ihrem dorsalen Rand an der Schleimhaut der Unterlippe anheftet.

M. mentalis (Abb. 1, 9)

Der *M. mentalis* ist beim Schwein stärker entwickelt als bei den bisher untersuchten Arten. Er entspringt von einem schmalen Streifen längs des Alveolarrandes des Unterkiefers knapp unter der Schleimhautumschlagfalte. Vom Ursprung aus laufen die Fasern nach caudal unter die Sehnenplatte, ohne sich an ihr anzuheften und reichen in den tiefsten Schichten bis zur ventralen Medianlinie, wo sie sich mit den Fasern der Gegenseite überkreuzen können. Weiter caudal treten die Fasern des *M. mentalis* lamellenförmig zwischen den Sehnen der *Pars mentalis* des *M. buccinator* hindurch und inserieren in der Haut. Die kürzesten Fasern setzen am weitesten dorsal an und treten sogar durch die *Portio orbicularis*, um in der Schleimhaut der Unterlippe zu enden. Weiter caudal wird nur die Reihe der Fasern fortgesetzt, die in die Lippe einstrahlen. Diese wenigen Lamellen durchsetzen die ventralen Abschnitte der zur Unterlippe ziehenden *Portio maxillaris* und die cranialen Fasern der *Pars buccalis* des *Platysma*. Stellt man sich vor, sie verliefen anstatt senkrecht zur Haut leicht nach dorsal umgebogen, so erkennt man sie als Pendant zu der *Portio maxillaris* der *Pars orbicularis oris*. Diese Anteile geben einen wichtigen Hinweis für die Annahme, daß sich der *M. mentalis* von der oberflächlichen Schicht des *M. buccinator* abgespalten hat.

Bei den ausgewachsenen Schweinen A, C und D gehen von der Faserplatte über dem *M. mentalis* noch feine Muskelfäserchen aus, die senkrecht zur Oberfläche treten und in der Haut inserieren (Abb. 10). Da diese Muskelfasern die Sehnenplatte nicht durch-

setzen, um sich dem *M. mentalis* anzuschließen, ist es fraglich, ob sie genetisch zu ihm gehören. Sie könnten auch von der Pars mentalis des *M. buccinator* herzuleiten sein.

Ich halte es nicht für gerechtfertigt, die Fasern des *M. mentalis*, die die Unterlippe durchsetzen, und die entsprechenden Fasern der Oberlippe, die dem noch zu beschreibenden *M. nasolabialis* prof. zugehören, als Reste der selbständigen Rectusmuskulatur (Boas und Paulli) abzugliedern.

Abb. 10.
Schwein C. Frontal (Horizontal)-Schnitt durch
[die Muskulatur des Kinns. Vergr. 7fach]



M. dilatator nasi und *M. maxillo-labialis* (Abb. 1, 2, 9)

Die langen Schnauzenmuskeln laufen im Gegensatz zu den entsprechenden Muskeln bei den hystricomorphen Nagern und bei *Orycteropus* nicht bis zum Ansatz muskulös, sondern gehen ausnahmslos relativ weit proximal in Sehnen über.

Der *M. dilatator nasi* entspringt als kräftiger, querovaler Muskel angedeutet zweigeteilt in der Fossa canina des Os lacrimale. Die Muskelfasern vereinigen sich zu einer starken Sehne, die kurz vor dem Schnauzenende auf den Schädelrücken gelangt und hier auf dem Os nasale liegt. Sie wird platter und breiter, verflechtet sich mit der entsprechenden Sehne der Gegenseite und zieht von dorsal her auf die Rüsselscheibe. Sie endet im festen Bindegewebe auf dem Rüsselbein und mit wenigen lateralen Fasern über dem Nasenloch.

Das Ursprungsfeld des *M. maxillo-labialis* ist das Os maxillare und die rostrale Wurzel des Jochbogens über der Crista facialis. Der Muskel erscheint im Ursprung aus zwei Teilen zusammengesetzt, die aber in der Tiefe eng zusammenhängen. Der obere, plattere Anteil geht in viele Sehnen über, die nach rostral durch die Masse der senkrecht zur Oberfläche tretenden Fasern des *M. naso-labialis* prof. verlaufen. Sie zweigen sich reich auf, verbinden sich untereinander und setzen an der lateralen Um-

randung des Nasenlochs an oder ziehen quer über die Rüsselscheibe, um sich mit den Fasern der Gegenseite zu verbinden. Der caudale Muskelteil des *M. maxillo-labialis* geht in eine starke Sehne über, die in der Tiefe des Rüssels verläuft und von ventral her auf der Rüsselscheibe erscheint. Sie zweigt sich zwischen den Nasenlöchern auf und setzt von ventral her auf dem festen Bindegewebe des *Os rostri* an. Wenige Fasern gehen von medial her zum Rand des Nasenlochs.

M. naso-labialis superficialis (Abb. 1, 2)

Der *M. naso-labialis superficialis* entspringt auf dem Schnauzenrücken über dem *Os nasale* und zieht als breites, dünnes Muskelband nach caudal und rostral über den *M. dilatator nasi* und den *M. maxillo-labialis*. Der Hauptanteil der Fasern biegt vor der Ausbuchtung der Oberlippe um den oberen Hauzahn nach rostral um und schließt sich der *Portio orbicularis* an. Wenige caudale Fasern enden caudal von der Ausbuchtung in der Schleimhaut. Die genetische Analyse dieses Muskels war lange Zeit umstritten, bis Meinertz bei verschiedenen Nagetieren zwei Entstehungsmöglichkeiten aufzeigte. Die Innervation des Muskels durch den *R. zygomatico-orbitalis* entspricht der supraorbitalen Abteilung von der *Pars intermedia*, die Innervation aus dem *Plexus buccalis* der infraorbitalen Herkunft aus der *Pars oris*. Die infraorbitale Ableitung von Meinertz ist identisch mit der vestibulären von Akajewsky (1931), während die infraorbitale Ableitung Akajewskys nichts anderes besagt, als daß der Muskel von der *Pars intermedia* abstammt, allerdings wahrscheinlich aus der *Intermedio-auriculo-lobialis-Platte* im Gegensatz zur supraorbitalen Herkunft aus der orbito-nasalen Muskelgruppe. Beim Schwein ist der *M. naso-labialis superficialis* durch seine Innervation zweifellos ein Derivat der *Pars oris*.

M. naso-labialis profundus (Abb. 1, 2, 9)

Der *M. naso-labialis profundus* bildet den muskulösen Anteil der Schnauze. Er zeigt beim Schwein fast das gleiche Verhalten wie bei *Orycteropus* (Frick) und entspringt in einem schmalen Streifen vom *Os incisivum*, dem Nasenknorpel und mit wenigen Fasern von der Rüsselscheibe. Die vom *Os incisivum* kommenden Fasern treten lamellenförmig zwischen den Sehnen des *M. maxillo-labialis* hindurch und inserieren in der Haut. Die am wei-

testen dorsal zur Haut tretenden Fasern entspringen auch als dorsale Lamellen und beschreiben in ihrem Verlauf einen nach medial stark konkaven Bogen, während die nach ventral sich anschließenden Muskelfasern immer kürzer werden und schließlich fast senkrecht oder gar ein wenig nach ventral abwärts gerichtet in der Haut inserieren. Die caudalen Anteile der dorsalen Lamellen lagern sich zu einem Muskelbündel zusammen, das schräg nach dorso-caudal verläuft und an der Sehne des *M. dilatator nasi* ansetzt. Diese Fasern werden die Sehne des langen Schnauzenmuskels beim Wühlen feststellen können. Die vom Nasenknorpel entspringenden Fasern strahlen rein radiär zur Haut aus. Sie sind nicht mehr in Lamellen herauszupräparieren, sondern bilden die kompakte Muskelmasse des Schnauzenendes. Die ventralen Anteile dieser Fasern fassen die starke Sehne des *M. maxillo-labialis* zwischen sich, durchsetzen die *Orbicularis*-Fasern der Oberlippe und enden in der Schleimhaut. Die von der Nasenschleimhaut entspringenden Anteile gehen ebenfalls radiär zur Haut. Wenige von der Haut der Rüsselscheibe kommende Fasern laufen in der Rüsselscheibe nach ventral. Ich glaube nicht, daß dieser Muskel die Nasenöffnung beim Schwein wie bei anderen Arten (Frick, Brøndsted) verschließen kann. Er müßte dann die Nasenöffnung schlingenförmig umfassen, aber nicht rein radiär vom Nasenloch ausgehen. Dozsa (1940) kommt durch seine Untersuchungen zu derselben Ansicht, hält es aber für möglich, daß andere Schnauzenmuskeln das Nasenloch verengen können. Meines Erachtens — und dafür sprechen auch Lebendbeobachtungen — kann das Schwein die Nasenlöcher nicht vollständig verschließen und auch nicht wesentlich verengen.

III. Nervus facialis

Nach seinem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum gibt der *N. facialis* zunächst zwei Äste ab, die sich hinter das Ohr wenden und als *Rr. retroauriculares I* und *II* bezeichnet werden. Der nach rostral anschließende Ast zieht vor das Ohr und zweigt sich bald in den *R. temporalis* und den *R. zygomatico-orbitalis* auf. Zwei stärkere Äste laufen als *R. bucco-labialis sup.* und *R. bucco-labialis inf.* über die Wange und bilden hinter dem Mundwinkel den *Plexus buccalis*. Mehrere Äste lassen nur auf eine ganz kurze Strecke einen gemeinsamen Stamm erkennen. Sie werden als *R. colli* zusammengefaßt.

Ramus retroauricularis I (Abb. 11)

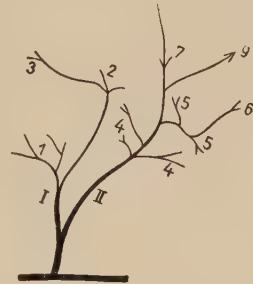
Dieser dünne Ast verläuft zusammen mit dem *R. retroauricularis II* nach dorsal unter die ansatznahe Portion der dritten Schicht und gibt an diese zwei oder drei Äste ab. Vorher geht ein Ästchen zwischen der *Pars auris* und dem *M. cervico-auricularis post. med.* zum Muschelrücken, innerviert die *Mm. transversi et obliqui* und reicht bis zum *M. antitragicus* (*Pars marginalis* der *Mm. transversi et obliqui*).

Ramus retroauricularis II (Abb. 11)

Caudal vom *R. retroauricularis I* verläuft mit diesem der stärkere *R. retroauricularis II*, der unter die Mitte der zweiten

Abb. 11. Schwein D (linke Seite). Schema der Aufzweigung der Rami retroauriculares I und II

- | | |
|--|--|
| I Ramus retroauricularis I | 4 <i>M. cervico-auricularis medius</i> (2. Schicht) |
| II Ramus retroauricularis II | 5 <i>M. cervico-scutulo-auricularis</i> (1. Schicht) |
| Die Nummern bezeichnen | 6 <i>M. occipitalis</i> |
| Nervenäste, die zu folgenden | 7 <i>M. helicis retroauricularis</i> |
| Muskeln ziehen: | 8 Anastomose mit präaurikulärem Ast |
| 1 <i>M. cervico-auricularis profundus</i> (3. Schicht) | |
| 2 <i>Mm. transversi et obliqui</i> | |
| 3 <i>M. antitragicus</i> | |



Schicht gelangt und sich hier aufteilt. Ein stärkerer Ast, von dem noch ein Zweig zu dem Muschelanteil des *M. cervico-auricularis ant. med.* abgeht, verläuft weiter in der Tiefe nach rostral, um unter dem Ansatzteil der ersten Schicht am medialen Muschelrand zu erscheinen. Er versenkt sich hier in den *M. helicis retroauricularis*, innerviert diesen und tritt mit seinen Endverzweigungen zum *M. mandibulo-auricularis*. Ein kleiner Zweig dieses Astes anastomosiert mit einem Ästchen des *R. temporalis*, das den *M. auricularis ant. sup.* versorgt. Von dem Hauptstamm des *R. retroauricularis II* gehen unter der zweiten Schicht nach beiden Seiten Äste für die beiden Portionen der zweiten Schicht ab. Einer dieser Äste schlingt sich um den *M. cervico-auricularis ant. med.* und verzweigt sich in der ersten Schicht auf. Ein Ästchen der *Portio interscutularis* läuft weiter unter den *M. interscutularis* zum *M. occipitalis*.

Ramus temporalis und Ramus zygomatico-orbitalis (Abb. 12)

Beide Äste verlassen gemeinsam den Hauptstamm des *N. facialis*. Die nach dorsal abgehenden Äste entsprechen dem *R. tem-*

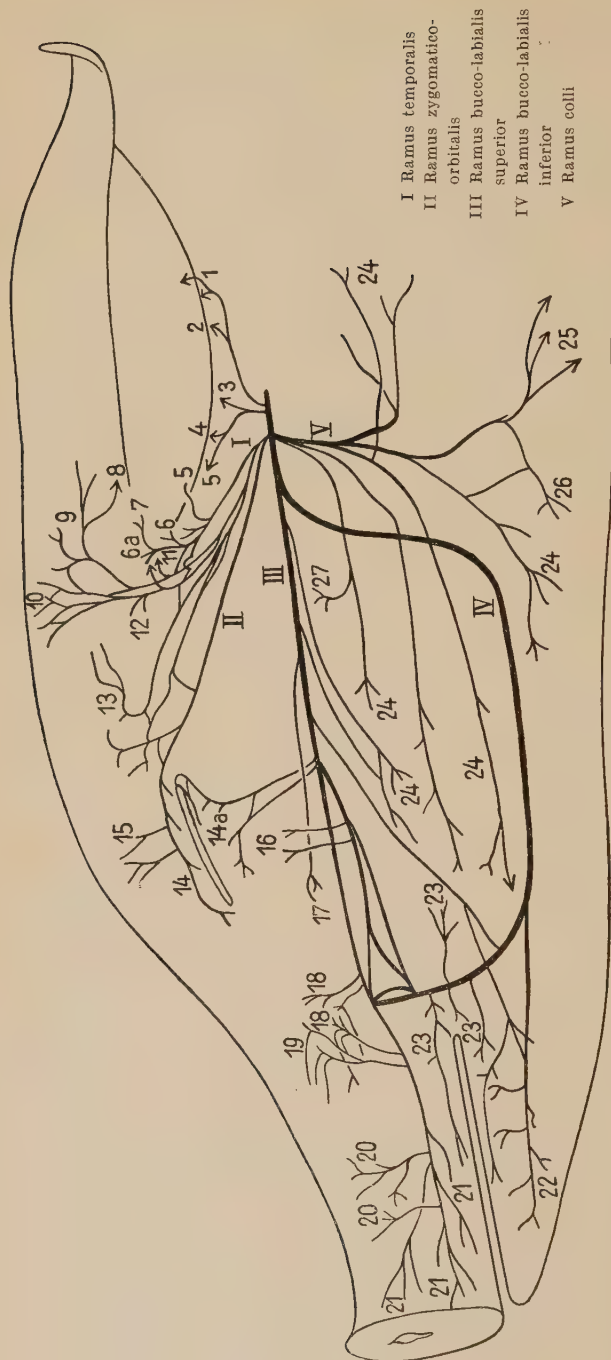


Abb. 12. Schwein D (linke Seite). Innervation der oberflächlichen Facialis Muskulatur (schematisiert)

Die Nummern bezeichnen Nervenäste, die zu folgenden Muskeln ziehen:

- 1 I. retroaurikuläre Schicht, M. helcis retroauricularis, M. mandibulo-auricularis
- 2 2. retroaurikuläre Schicht
- 3 3. retroaurikuläre Schicht
- 4 Mm. transversus et obliquus
- 5 M. antitragicus
- 6 M. auricularis ant. inf.
- 6a dessen medio-caudale Portion
- 7 M. trago-helicinus
- 8 Anastomose mit retroaurikulärem Ast
- 9 M. auricularis ant. sup.
- 10 M. interscutularis
- 11 M. subscutulo-auricularis
- 12 dessen Pars intermedia
- 13 M. frontalis
- 14 M. orbicularis oculi (Oberlidanteil)
- 14a M. orbicularis oculi (Unterlidanteil)
- 15 M. superciliaris
- 16 Pars palpebralis
- 17 M. zygomatico-labialis
- 18 M. maxillo-labialis
- 19 M. dilatator nasi
- 20 M. naso-labialis superficialis
- 21 M. naso-labialis profundus
- 22 M. mentalis
- 23 M. buccinator
- 24 Platysma myoides
- 25 Pars cervicalis
- 26 Pars auris (tiefe Portion)
- 27 Pars auris (oberflächliche Portion)

- I Ramus temporalis
- II Ramus zygomatico-orbitalis
- III Ramus bucco-labialis superior
- IV Ramus bucco-labialis inferior
- V Ramus colli

poralis, der zum lateralen Augenwinkel ziehende Ast bildet den R. zygomatico-orbitalis. Von den drei nach dorsal ziehenden Ästen tritt der am weitesten caudal verlaufende von ventral her zu den drei Portionen des M. auricularis ant. inf. und endet im M. trago-helicinus. Die beiden übrigen Äste anastomosieren reichlich untereinander und mit dem caudalen Ast. Der Hauptanteil des mittleren Astes endet im M. auricularis ant. sup., während der rostrale Ast teils über, teils unter das Scutulum verläuft und zum M. interscutularis tritt. Von diesen beiden Ästen gehen vorher Zweige zu den beiden Portionen des M. subscutulo-auricularis ab.

Der R. zygomatico-orbitalis teilt sich nun auch in zwei Äste, die den M. auricularis ant. inf. nahe am Ansatz durchbrechen und teils in, teils auf der lateralen Portion des M. frontalis verlaufen. Sie anastomosieren reichlich untereinander — der medio-caudale, dünnere Ast auch mit dem R. temporalis —, geben mehrere Äste zum Ansatzteil des M. frontalis ab und verlaufen dann als ein Nerv bogenförmig über das Auge. Mehrere Äste treten zum M. orbicularis des Oberlides und ein wenig um die Augenwinkel herum zu Teilen der Unterlidpartie. Zwei Ästchen gehen nach dorsal zum M. superciliaris.

Ramus bucco-labialis superior und Ramus bucco-labialis inferior (Abb. 12)

Der R. bucco-labialis sup. verläuft unter der Parotis und unter dem vorderen Anteil der Pars auris nach rostral. Zwei Ästchen, die sich aus dem Hauptstamm noch weit nach zentripetal isolieren lassen, verlaufen unter das Platysma und treten in dessen Pars buccalis. In gleicher Höhe geht ein Zweig ab, der von caudal her in den M. zygomatico-labialis eintritt. Die Pars palpebralis und der Unterlidanteil des M. orbicularis nehmen ebenfalls aus dem R. bucco-labialis sup. Äste auf. Nun gibt der R. bucco-labialis sup. mehrere lange, mit dem R. bucco-labialis inf. anastomosierende Äste ab und nach dorsal noch zwei kurze Zweige, die von caudal her in den M. maxillolabialis eindringen.

Der R. bucco-labialis inf. verläuft ebenfalls unter der Parotis zunächst nach ventral, dann um den ventralen Rand des M. masseter herum und geht ungeteilt nach rostral. Erst caudo-ventral vom Mundwinkel teilt er sich in zwei Äste. Der schwächere Ast, die die bisherige Verlaufsrichtung fortsetzt, gibt Äste zur Pars

mentalis und zur Pars orbicularis der Unterlippe des *M. buccinator* ab, verzweigt sich dann reichlich auf dem Kinn und innerviert den *M. mentalis*. Dieser Ast dürfte dem *R. marginalis mandibulae* bei *Orycteropus* entsprechen.

Der zweite Ast geht von der Teilungsstelle aus nach dorsal, nimmt die langen anastomosierenden Äste des *R. bucco-labialis sup.* auf und gibt Zweige zur Pars profunda und Pars orbicularis des *M. buccinator* ab. Unter dem ursprungsnahen Teil des *M. maxillo-labialis* verschmilzt dieser Ast mit dem *R. bucco-labialis sup.*, nachdem sich beide Nerven vorher durch kurze Anastomosen verbunden haben. Diese kurzen Anastomosen können durch den ansatznahen Teil des *M. zygomatico-labialis* hindurchtreten, geben aber für diesen Muskel keine Äste ab. Die gemeinsame Endstrecke des Plexus buccalis verläuft unter dem *M. maxillo-labialis* nach rostral. Sie gibt nach dorsal drei Äste für den auf ihr liegenden Muskel und den *M. dilatator nasi* ab und zweigt sich am Ende der Schnauze reichlich auf. Obwohl hier die Facialisfasern mit den Trigeminafasern eng verbunden sind, läßt es sich doch deutlich zeigen, daß Facialisäste zum *M. naso-labialis prof.* und zum *M. naso-labialis superficialis* treten.

Ramus colli (Abb. 12)

Mehrere, die Parotis durchsetzende und untereinander reichlich anastomosierende Äste verlaufen zur Platysmaunterfläche und werden als *R. colli* zusammengefaßt. Unter dem Platysma wenden sich zwei Äste nach caudal und zweigen sich im Ursprungsgebiet des Platysma und in der Pars cervicalis auf. Die übrigen Äste verlaufen zunächst unter, später im Platysma nach rostral und enden in der Pars zygomatica und der Pars mentalis. Von zweien dieser Äste gehen noch von der Unterfläche des Platysma Fasern ab, die in die Pars auris eintreten.

D. Zusammenfassende Besprechung der Befunde

Die vorliegenden Befunde entsprechen grundsätzlich den Ergebnissen von Huber, Meinertz und Frick bei den von ihnen untersuchten Arten. Beim Schwein läßt sich die gesamte oberflächliche Facialis Muskulatur auf zwei Schichten zurückführen, auf das Platysma und den Sphincter colli profundus.

Die oberflächliche Schicht des Platysma, das Platysma myoides, hat ihren Ursprung vom Nacken aufgegeben und entspringt ober-

flächlich über dem Schultergelenk als recht kompakter Muskel. Sie inseriert zum größten Teil am Knochen (Pars zygomatica, Pars mentalis) und in der Schleimhaut der Wange (Pars buccalis). Demgegenüber ist die tiefe Schicht, das *Platysma cervicale*, vollkommen geschwunden. Als ihr Derivat finden wir nur die retroaurikuläre Muskulatur, die eine ausgeprägte Dreischichtung aufweist. Der *M. occipitalis* geht von der ersten Schicht aus und verlagert sich auf die Stirn. Der *M. mandibulo-auricularis* hat seinen Ursprung an der Mandibula aufgegeben und sich sekundär am Schädel angeheftet.

Der *Sphincter colli profundus* umfaßt fünf Portionen: *Pars cervicalis*, *Pars auris*, *Pars intermedia*, *Pars palpebralis* und *Pars oris*. Die *Pars cervicalis* hat ihren transversalen Verlauf aufgegeben und zieht nun vom Sternum zum *Platysma*. Es ist unwahrscheinlich, daß es sich bei diesem Muskel um den *Sphincter superficialis* handelt, wie Boas und Paulli meinen.

Die *Pars auris* hat sich in zwei Schenkel geteilt, welche die *Parotis* umfassen.

Die *Pars intermedia* weist eine weitgehende Differenzierung auf. Ihr ventraler Anteil ist vollkommen geschwunden. Vom dorsalen Abschnitt hat sich nach rostral die Muskulatur um das Auge abgegliedert, nach caudal die präaurikuläre Muskulatur. Von der Intermedio-auriculo-labialis-Platte (Huber) der tiefen Schicht ist als einziges Derivat der *M. zygomatico-labialis* übriggeblieben. Reste einer Intermediärplatte (Meinertz) lassen sich nicht mehr nachweisen. Lediglich ein Teil des *M. subscutulo-auricularis* könnte noch von ihr abzuleiten sein. Die präaurikuläre Muskulatur besteht oberflächlich aus dem *M. auricularis ant. sup.* und dem *M. auricularis ant. inf.* Von beiden Muskeln können sich Fasern mit dem *M. frontalis* verzahnen. Ebenfalls verlaufen auch Frontalis-Fasern im *M. auricularis ant. sup.* zum Ohr hin. Es ist dies aber kein Restzustand eines ursprünglich einheitlichen Muskelzuges vom Ohr zum Auge, sondern eine sekundäre Anlagerung der Muskeln. Als Fortsetzung und als Derivat des *M. auricularis ant. inf.* kann der *M. trago-helcinus* aufgefaßt werden, der als einziger der *Mm. auriculares proprii laterales* mit Sicherheit nachzuweisen ist. Der *M. interscutularis* ist ebenfalls präaurikulärer Herkunft, obwohl er sich eng an die erste retroaurikuläre Schicht angelagert hat. In der Tiefe verläuft der *M. subscutulo-auricularis* mit der *Portio auricularis*, die dem *M. sub-*

Nomenklatur dieser Arbeit	Nomenklatur der Veterinär Anatomen	Nomenklatur von Boas und Paulli
Platysma myoides dessen Pars buccalis	M. cutaneus faciei	Platysma
M. cervico-scutulo-auricularis	M. cutaneus labiorum	M. depressor labii inferioris
M. occipitalis	M. cervico-scutularis ⁺	M. auriculo-occipitalis ⁺
M. cervico-auricularis ant. med.	M. adductor auris medius	M. adductor auris medius
	M. levator auris medius (oder M. levator auris longus?)	
M. cervico-auricularis post. med.	M. abductor longus	
M. cervico-auricularis prof.	M. abductor brevis	
Mm. transversi et obliqui	Mm. transversi	
M. antitragicus (Pars marginalis)	M. caudoantitragicus	
M. helcis retroauricularis		M. posteri septimi
distale Portion	M. helcis minor	M. posteri sexti
proximale Portion	M. meatus cartilaginei?	
M. mandibulo-auricularis	M. tragicus	
Pars cervicalis		M. temporo-auricularis
Pars auris	M. depressor auris	Sphincter superficialis
M. zygomatiko-labialis	M. zygomatikus	Pars auriculæ
M. auricularis ant. sup.	M. adductor auris sup.	Portio zygomatrica platysmatis
M. auricularis ant. inf.	äußerer Einwärtszieher	Pars transiens des M. frontalis
dessen medio-caudale Portion	unterer Einwärtszieher	M. adductor inf.
M. trago-helcinus	M. antitragicus (M. helcis maior?)	M. fissuralis
M. interscutularis	M. interscutularis	M. interscutularis

scutulo-auricularis anderer Arten entspricht und der Portio intermedia, die zum Jochbogen zieht. Die orbito-nasale Muskelgruppe umfaßt den *M. frontalis*, den *M. orbicularis oculi* und den *M. superciliaris*. Weiter nach rostral hat sich diese Muskelgruppe nicht vorgeschoben. Der *M. naso-labialis superficialis* ist kein Derivat der Pars intermedia. Ebenfalls dürfte auf Grund der Innervation angenommen werden, daß sich der Unterlidanteil des *M. orbicularis oculi* nicht von der orbito-nasalen Muskulatur abgeleitet hat, sondern daß er in Beziehung zum *M. zygomatico-labialis* gestanden haben muß.

Die Pars palpebralis hat als einzige Portion den „Sphincter“-Verlauf beibehalten. Allerdings ist sie reduziert und reicht nicht mehr bis zur ventralen Medianlinie.

Die gesamte Schnauzenmuskulatur läßt sich von der Pars oris ableiten. Die langen Schnauzenmuskeln laufen alle sehnig in der Rüsselscheibe aus, der *M. naso-labialis prof.* kommt vom Os incisivum und vom Nasenknorpel und tritt in Lamellen zwischen den Sehnen des *M. maxillo-labialis* senkrecht zur Haut. Die langen Schnauzenmuskeln werden bandartig vom *M. naso-labialis superficialis* bedeckt, der beim Schwein im Gegensatz zu vielen anderen Säugetieren infraorbitaler Abkunft ist. Der *M. buccinator* ist nicht so stark differenziert wie bei den Nagetieren. Seine Pars orbicularis hat sekundäre Beziehungen zur Maxilla gefunden. Von seiner Pars profunda leitet sich ein selbständiger Muskelteil, die Pars mentalis, ab. Zwischen *M. mentalis* und *M. buccinator* bestehen noch enge muskulöse Verbindungen. Der *M. mentalis* wird bedeckt von einer derben Faserplatte, die von der Pars mentalis des *M. buccinator* gebildet wird und von der aus feine Muskelfäserchen senkrecht zur Haut des Kinns treten. Um einen Vergleich zwischen den vorliegenden Befunden und den bisherigen Darstellungen der Facialismuskulatur des Schweines zu ermöglichen, sind die unterschiedlichen Benennungen der Muskeln in einer Tabelle einander gegenübergestellt. Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die bisherigen Untersucher oft genetische Muskelzusammenhänge vollkommen verkannt haben (Retroaurikuläre Muskulatur, Pars intermedia).

Grundsätzliche Unterschiede im Bau der Facialismuskulatur zwischen dem untersuchten Wildschwein E und den Hausschweinen A—D lassen sich nicht nachweisen. Die Befunde liegen innerhalb der Variationsbreite, so daß in diesem Falle kein Ein-

fluß der Domestikation auf die Differenzierung der Facialismuskulatur zu erkennen ist. Die spärlichen Beschreibungen der Facialismuskulatur der Ungulaten reichen zu einem Vergleich mit den vorliegenden Befunden nicht aus. Es ist lediglich ein Vergleich mit *Orycteropus*, der enge phylogenetische Beziehungen zu den Ungulaten zeigt (Protungulat), möglich.

Im wesentlichen sind die Muskelverhältnisse beider Arten sehr ähnlich. Auch bei *Orycteropus* hat das *Platysma* seinen Ursprung im Nacken aufgegeben. Während jedoch beim Erdferkel noch einige *Platysma*-fasern von der Haut in der Nackenregion entspringen, so fehlen diese beim Schwein vollkommen. Das *Platysma cervicale*, das bei *Orycteropus* schon stark reduziert ist, läßt sich beim Schwein nicht mehr nachweisen. Der Aufbau der retroaurikulären Muskulatur ist bei beiden Arten gleich, wenn auch bei *Orycteropus* diese Muskeln wie bei den von Huber und Meinertz untersuchten Arten von der dorsalen Medianlinie entspringen. An Einzelheiten sei erwähnt, daß die *Portio occipitalis* der ersten Schicht des Erdferkels als *M. occipitalis* beim Schwein erscheint, daß die bei *Orycteropus* angedeutete Teilung des *M. heliciis retroauricularis* beim Schwein vollständig ist und daß der *M. mandibulo-auricularis* im Gegensatz zu *Orycteropus* seinen Ursprung an der Mandibula aufgegeben hat und am Jochbogen entspringt.

Ein großer Teil der ventralen Portionen des *Sphincter colli* prof., die bei *Orycteropus* schon stark rückgebildet sind (*Pars intermedia ventralis*, ventraler Teil der *Pars palpebralis*), sind beim Schwein vollkommen geschwunden. Die *Pars cervicalis* ist bei beiden Formen annähernd gleich ausgebildet, wenn auch beim Schwein von ihr aus keine Fasern mehr mit dem *Platysma* nach rostral verlaufen wie bei *Orycteropus*. Die *Pars auris*, die sich bei *Orycteropus* eng an den *M. cleidomastoideus* angelagert hat, verläuft beim Schwein völlig isoliert in zwei Schenkeln um die *Parotis*. Die *Pars intermedia* hat sich beim Schwein wie bei *Orycteropus* annähernd gleichartig differenziert, allerdings ist die bei *Orycteropus* reduzierte Intermediärplatte beim Schwein vollkommen geschwunden. Die aurikuläre Portion des *M. subscutulo-auricularis* beim Schwein entspricht dem *M. subscutulo-auricularis* beim Erdferkel. Von den ursprünglich drei *Mm. auriculares proprijii laterales* finden wir bei *Orycteropus* nur noch zwei Muskeln, beim Schwein nur noch den *M. trago-helycinus*. Der Unter-

lidanteil des *M. orbicularis oculi* läßt beim Erdferkel noch eine muskulöse Verbindung mit dem *M. zygomatico-labialis* erkennen, beim Schwein erinnert nur die Innervation an diesen Zusammenhang. Der *M. naso-labialis superficialis*, der bei *Orycteropus* supra-orbitaler Herkunft ist, leitet sich beim Schwein von der Pars oris ab. Somit kann sich aus zwei genetisch verschiedenen Muskelgruppen ein der Lage nach gleicher Muskel entwickeln. Die langen Schnauzenmuskeln, die bei beiden Formen stark differenziert sind und die große Beweglichkeit des Rüssels bestimmen, enden beim Erdferkel muskulös, beim Schwein sehnig in der Rüsselscheibe. Der *M. naso-labialis prof.* verläuft beim Erdferkel bogenförmig um das Nasenloch und kann es deshalb verschließen. Beim Schwein dürfte er angesichts des radiären Verlaufs seiner Fasern diese Funktion weitgehend verloren haben. Der *M. buccinator* steht hinsichtlich seiner Differenzierung bei beiden Formen zwischen dem Verhalten beim Hund und Nagetieren. Bei beiden Arten ist der *M. mentalis* zu einem selbständigen Muskelindividuum geworden, das beim Schwein noch deutliche Beziehungen zum *M. buccinator* erkennen läßt.

Treten bei einem Vergleich zwischen *Orycteropus* und Schwein auch zunächst Unterschiede hervor, so sind sie doch keineswegs so groß wie zwischen diesen Arten und den von Meinertz untersuchten Nagetieren und den von Huber beschriebenen Verhältnissen bei Katze und Hund. In wesentlichen Punkten scheint ein gleicher Grundtyp der Facialismuskulatur der beiden Formen vorzuliegen. Die Gesichtsmuskulatur des Schweines ist in einigen Details im Vergleich zu *Orycteropus* noch weiter differenziert. Viele gemeinsame Verhältnisse werden sicher noch klarer, wenn die Befunde mehrerer Ungulaten vorliegen, die dann zusammengefaßt in Beziehung zu den bisher untersuchten Arten gesetzt werden können. Was an Unterschieden an der Muskulatur durch die Anpassung an die verschiedenen Lebensweisen als „funktionsbedingt“ erklärt werden kann, läßt sich dann auch durch vergleichend-anatomische und vergleichend-funktionelle Untersuchungen der Beurteilung näher bringen.

Zusammenfassung

Es wurde die oberflächliche Facialismuskulatur von *Sus scrofa* unter Berücksichtigung der Innervationsverhältnisse beschrieben. Die Gesichtsmuskulatur des Schweines läßt sich auf zwei Schich-

ten, auf das Platysma und den Sphincter colli profundus zurückführen. Ein Sphincter colli superficialis ist nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Vom Platysma leitet sich die retroaurikuläre Muskulatur ab, die eine ausgeprägte Dreischichtung aufweist. Die ventralen Anteile des Sphincter colli profundus sind stark rückgebildet, während die dorsalen Abschnitte sich weitgehend differenziert haben.

Ein gleicher Grundtyp der Facialismuskulatur scheint bei *Sus scrofa* und *Orycteropus aethiopicus* (Frick) vorzuliegen. Im Vergleich zum Wildschwein lassen sich keine nennenswerten Befunde erheben, die als Zeichen der Domestikation zu werten wären.

Es wird vorgeschlagen, die veterinär-anatomische Nomenklatur durch die vergleichend-anatomische zu ersetzen.

Резюме

В дальнейшем описываются поверхностные мускулы лица сус скрофа с учетом соотношения внутренних нервов.

Лицевые мускулы свиньи состоят из двух слоев, а именно платизмы и сфинктера (сжимной мышцы). Однако, пока не имелось еще возможности установить точное наличие сфинктера колли суперфициального.

От платизмы отводятся ретроаурикулярные мускулы, состоящие из ясно выраженных трех слоев. Вентральные части сжимной мышцы развиты мало, покуда дорзальные части имеют различное расслоение. Подобный основной тип существует по всей вероятности также у сус скрофа и ориктеропус эфиод (по Фрику).

При сравнении с кабаном не было установлено достоящих упоминания данных, являющимися знаком приручения.

Предлагают ветеринарно-анатомическую номенклатуру заменить сравнивающей-анатомической номенклатурой.

Résumé

On décrit le système musculaire facial superficiel de *Sus scrofa* en tenant compte des conditions d'innervation. Le système musculaire facial du cochon peut être réduit à deux couches, le peaucier et le sphincter colli profundus. L'existence d'un sphincter colli superficialis ne peut pas être prouvée avec certitude. Du peaucier

sort la musculature rétroauriculaire qui montre une disposition nette en trois couches. Les parts ventrales du sphincter colli profundus sont fort arriérées, tandis que les sections dorsales se sont largement différenciées.

Un même type fondamental du système musculaire facial paraît être présent chez le *Sus scrofa* et l'*Orycteropus aethiopicus* (Frick). La comparaison avec le sanglier ne met en évidence aucun détail qui pourrait être considéré comme signe de domestication.

On propose de remplacer la nomenclature vétérinaire-anatomique par celle de l'anatomie comparative.

Summary

The superficial facial musculature of *Sus scrofa* is described in regard to the conditions of innervation. The facial musculature of the swine may be reduced to two layers, the platysma and the sphincter colli profundus. There is no evident proof of a sphincter colli superficialis. The retroauricular musculature, featured by a distinct three-layer structure, derives from the platysma. The ventral segments of the sphincter colli profundus are largely retrogressed, while the dorsal segments are widely differentiated.

The same basal type of facial musculature seems to be characteristic of both *Sus scrofa* and *Orycteropus aethiopicus* (Frick). If compared with the wild boar, there are no noteworthy findings that might be deemed symptoms of domestication.

It is proposed to substitute the nomenclature of comparative anatomy for that of veterinary anatomy.

D. Schrifttum

Akajewsky, A.: Zur Morphologie des M. levator naso-labialis und des M. malaris bei einigen Haustieren. *Anat. Anz.* 73 (1931). — Baum und Dobers: Die Entwicklung des äußeren Ohres bei Schwein und Schaf. *Anat. Hefte* 28 (1905). — Baum und Kirsten: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Ohrmuskulatur verschiedener Säugetiere. *Anat. Anz.* 24 (1904). — Boas, J. E. V.: Ohrknorpel und äußeres Ohr der Säugetiere. Kopenhagen 1912. — Boas, J. E. V. und Paulli, S.: The Elephant's Head. I. part: The facial Muscles and the Proboscis. Jena 1908. — Brønsted, H. V.: Bygningen af snuden og ansingstsmuskulaturen hos noggte Pinnipedier med særligt hensyn til oppustningsaekken hos Klapmydsen (Bau der Schnauzen- und Gesichtsmuskeln bei einigen Pinnipediern). *Kgl. Dansk Vid. Selsk. Skr.*

nat. math. Afd. 1931. — Dózsa, I.: Allat. Közlem **37** (1940), zitiert nach Székessy. — Ellenberger und Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18. Aufl. Berlin 1943. — Frick, H.: Über die oberflächliche Facialismuskulatur von *Orycteropus aethiopicus*. Morph. Jb. **92** (1952). — Futamura, R.: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Facialismuskulatur. Anat. Hefte **32** (1907). — Huber, E.: Über das Muskelgebiet des Nervus facialis bei Katze und Hund nebst allgemeinen Betrachtungen über die Facialismuskulatur. Anat. Anz. **51** (1918). — Ders.: Über das Muskelgebiet des Nervus facialis beim Hund nebst allgemeinen Betrachtungen über die Facialismuskulatur. I. u. II. Teil. Morph. Jb. **52** (1923). — Martin, P.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere Bd. IV., Stuttgart 1923. — Meinertz, T.: Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager. Zool. Jb. (Abt. f. Anat.) **67** (1942). — Muchamedgaliew, F.: M. levator nasolabialis und malaris bei Kamel, Hornvieh und Pferd des südlichen Kasakstan. Anat. Anz. **74** (1932). — Nikolai, N.: Die Morphologie der oberflächlichen Facialismuskulatur beim Schwein (*Sus scrofa*). Diss. Ffm. (1953). — Ruge, G.: Gesichtsmuskulatur und Nervus facialis der Gattung *Hylobates*. Morph. Jb. **44** (1911). — Simpson, G.: The Principles of Classification and the Classification of Mammals. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. NY. (1945). — Sturm, H.: Die Entwicklung des präcerebralen Nasenskeletts beim Schwein und beim Rind. Z. wiss. Zool. Abt. A **149** (1936—37).

Untersuchung und Vergleich der motorischen Hirnnervenkerne bei einigen Vögeln¹

Von

Günter Knechtl (Wien)

Mit 14 Abbildungen im Text und 14 Diagrammen

(Eingegangen am 7. 9. 1953)

Inhaltsverzeichnis

I. Einführung	364
II. Zusammenfassung und Diskussion der Untersuchungsergebnisse.	371
1. Vergleichende Betrachtung der hinteren somatomotorischen Kernsäule	371
2. Die hintere viszeromotorische Kernsäule	377
3. Die vordere viszeromotorische Kernsäule	382
4. Die Kerne der Augenmuskelnerven	387
III. Deutung der Lage der motorischen Hirnnervenkerne auf Grund der Theorie der Neurobiotaxis	393
IV. Systematische Auswertung	394
V. Ergebnisse der Arbeit	395
VI. Schrifttum	397

I. Einführung

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Untersuchung und den Vergleich der im verlängerten Mark und den angrenzenden Teilen des Mittelhirns liegenden Kerne der motorischen Hirnnerven und deren Faserwurzeln bei einer Anzahl von Vogelarten zur Aufgabe. Durch einen Vergleich der neurologischen Verhältnisse dieser Arten sowie durch eine Gegenüberstellung dieser, mit

¹ Die Arbeit entstand am Zoologischen Institut der Universität Wien unter Herrn Prof. Dr. O. Storch, dem ich hiermit danke. Die Untersuchung wurde auf Anregung von Herrn Doz. Dr. H. Hofer durchgeführt, welchem ich für die Leitung und Förderung meiner Arbeit danke. Verbunden bin ich Herrn Prof. Dr. H. Hoff, der mir die Einrichtung des Neurologischen Institutes der Universität Wien sowie eine Anzahl von Oblongataserien aus der Sammlung des genannten Institutes zugänglich machte. Dank schulde ich Herrn Dr. F. Seitelberger für verständnisvolles Entgegenkommen.

einzelnen, für die untersuchten Arten besonders charakteristischen und mit Sicherheit bekannten Gesichtspunkten der Physiologie und Lebensweise soll Aufschluß über die biologische Bedeutung der untersuchten Kerngebiete gewonnen werden.

In nomenklatorischer Beziehung hält sich die Arbeit an die von E. B. Sanders (1929) verwandte Terminologie, welche von C. U. Ariens Kappers, C. Huber und E. C. Crosby (1936) übernommen wurde.

Die Reflexzentren und Reflexbögen des Hirnstammes erfahren bei Vögeln sehr gute Ausbildung und weisen hohe funktionelle Selbständigkeit auf. Die vom Vorderhirn absteigenden effektorischen Faserbahnen der Vögel sind wesentlich geringer differenziert als die funktionell gleichwertigen Bahnen der Säugetiere. Bekanntlich fehlt den Vögeln eine dem Neocortex der höheren Säugetiere entsprechende Bildung. Wollte Kalischer (1905) neben der an nervösen Elementen armen „Ventrikeldecke“, die „Wulstregion“, welche bei den von Kalischer untersuchten *Psittaci* besonders deutlich, jedoch bei anderen Vogelarten nur mangelhaft ausgebildet ist, als Neocortex gelten lassen, so sprechen die Untersuchungen von Rose (1914), Kappers (1921), Craigie (1932, 1936), die an den oben erwähnten Vorderhirnteilen Zellschichtung und Pyramidenzellen mit deutlich differenzierten Neuriten vermißten, eindeutig gegen Kalischers Annahme. Zweifellos stellen alle „Rindengebiete“ des Vorderhirns der Vögel dem Striatum, nicht wie bei Säugern funktionell supraponierte, sondern juxtaponierte Bildungen dar.

Die motorischen Hirnnervenkerne werden entsprechend ihrer morphologischen, funktionellen und entwicklungsgeschichtlichen Gliederung zu Kerngruppen zusammengefaßt. Im prootischen Oblongatateil werden unterschieden:

1. Die Augenmuskelkerne (Amk): Die Kerne der Nn. Oculomotorius, Trochlearis, Abducens (III-K, IV-K, VI-K).
2. Die vordere viszeromotorische Kernsäule: Die motorischen Trigemini (V-) und Facialis- (VII-) Kerne.

Im metotischen Oblongatateil:

3. Die hintere viszeromotorische Kernsäule (hvK): Die motorischen Glossopharyngicus- (IX-) und Vagus- (X-) Zentren.
4. Die hintere somatomotorische Kernsäule: Die Hypoglossuskern (XII-K).

Die Zuordnung der beobachteten Kerne zu einer der genannten Kerngruppen stützt sich auf die Untersuchung der Austrittsrichtung der Fasern sowie die Beobachtung von Zellform und Zellgröße der betreffenden Kerne. Die motorischen Kerne weisen gegenüber den sensorischen Zentren in der Regel größere Zellen auf.

Die Ursprungskerne des N. accessorius sind bei Vögeln nach Beccari (1922) durch einen spinalen und einem medullären Kern vertreten. Letzterer steht nach den Untersuchungen des erwähnten Autors bei Vögeln mit den motorischen Vaguszentren in Verbindung, ersterer hat als eine Rostralverlängerung einer spinalen Kernsäule zu gelten. Die Querschnittsgröße der spinalen Accessoriussäule bei *Phalacrocorax*, *Cygnus*, *Ardea*, *Phoenicopterus* und *Struthio* ist besonders groß. Es handelt sich hierbei um die langhalsigsten der untersuchten Vogelformen.

Zur Untersuchung gelangten 17 geschlossene Serien von Oblongataquerschnitten, von 14 verschiedenen Vogelgattungen, welche das Neurologische Institut der Universität Wien zur Verfügung stellte. Eine Schnittserie wurde aus eigenen Präparaten von *Anser anser* angefertigt. Die Präparate wurden mit 10% Formalin im Schädel fixiert, nach Celloidineinbettung in Schnitte von 25 μ Dicke zerlegt, gemäß Weigerts Markscheidenmethode und alternierend mit Kernechtrot gefärbt.

Serienschnitte folgender Arten wurden untersucht (in Hinsicht auf systematische Nomenklatur hält sich vorliegende Arbeit an die von Stresemann (1927—34) und Niethammer (1937, 1938, 1942) verwendeten Bezeichnungen):

<i>Androglossa amazonica</i>	<i>Psittaci</i>
<i>Fringilla coelebs</i> (2 Serien)	<i>Passeres</i>
<i>Upupa epops</i>	<i>Upupae</i>
<i>Phalacrocorax carbo</i> (2 Serien)	<i>Steganopodes</i>
<i>Larus ridibundus</i>	<i>Laro-Limicolae</i>
<i>Columba domestica</i>	<i>Columbae</i>
<i>Buteo buteo</i>	<i>Accipitres</i>
<i>Bubo bubo</i>	<i>Striges</i>
<i>Anser anser</i> (2 Serien)	<i>Anseres</i>
<i>Cygnus cygnus</i>	<i>Anseres</i>
<i>Ardea cinerea</i>	<i>Gressores</i>
<i>Phoenicopterus ruber</i>	<i>Phoenicopteri</i>

*Struthio camelus**Struthiones**Dromaius novaehollandiae**Casuarii*

Die Protokollierung und zusammenfassende Auswertung der Einzelbefunde gestattete die Aufstellung beiliegender Oblongatadiagramme, die einen übersichtlichen Vergleich der gesicherten Einzelergebnisse ermöglichen. Die Diagramme der motorischen Oblongatakerne wurden gemäß der Kappersschen Methode angefertigt. Neu gegenüber Kappers Darstellungsart ist, daß als Maßstab der Länge, d. h. der Lage des betreffenden Querschnittes im Verhältnis zur Caudorostralerstreckung des untersuchten Hirnstammabschnittes, die Nummer¹ des entsprechenden Querschnittes eingetragen erscheint. Zum caudalen Ausgangspunkt der Untersuchung der Oblongata wurde jeweils der Beginn der Dorsalverlagerung des Zentralkanal (ZK) gewählt. Als rostrale Grenze des in dieser Arbeit studierten Hirnstammabschnittes dient stets das Rostralende des Oculomotoriuskernes. Da die Schnittdicke durchwegs 25 μ beträgt, kann der angewandte „Längenmaßstab“ jederzeit in ein absolutes Längenmaß umgeformt werden. Die Abbildungen wurden als Tusch-Strichzeichnungen unter Verwendung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt.

Die überwiegende Mehrzahl der angeführten Arten wurde nach den erwähnten Gesichtspunkten noch nicht untersucht. Von Edinger, Wallenberg und Holmes (1903) und Edinger (1908) stammen Befunde aus Untersuchungen von *Anser* und *Columba*. Heute besitzt man jedoch dank der Arbeiten von Kalischer (1905), Rose (1914) und Craigie (1929, 1932, 1936), die das Fehlen übergeordneter motorischer Rindengebiete bei Vögeln sicherstellten, eine andere Auffassung von der physiologischen Bedeutung der motorischen Hirnnervenkerne, als unter dem Einfluß von Edingers Arbeiten. Brandis (1893—95) gab einen Überblick über die Gliederung der Kerngebiete des Hirnstammes der Vögel. Wir verdanken ihm an *Falco sp.* erhobene Degenerationsbefunde, welche die Anwesenheit von Vagus- und Hypoglossuszellen im Nucleus intermedius nachwiesen. Eine Untersuchung der motorischen Oblongakerne von *Cacatua roseicapilla* stammt von Black (1922), der in dieser Arbeit als erster auf die Eigentümlichkeiten des Oblongatabaues bei *Psittaci* hinwies. Vorliegende Arbeit ergänzt Blacks Befunde durch die Untersuchung einer Oblongataserie von *Androglossa amazonica*. Die Stammhirnzentren von *Passer domesticus* wurden

in der Arbeit von Sanders (1929) eingehend untersucht. Der Vergleich der von Sanders an *Passer domesticus* für die motorischen Oblongatakerne gewonnenen Ergebnisse mit den, in vorliegender Arbeit für *Fringilla coelebs* gesicherten Befunden, erwies eine nicht allzu weit gehende Übereinstimmung des Oblongatabaues der *Passeres*.

Erklärung der Oblongatakerndiagramme

Horizontal schraffiert: III-Kern, III-Wurzel

Vertikal schraffiert: IV-Kern, IV-Wurzel

Ein Horizontalstrich: VI-Kern

Punktiert (große Punkte): V-Kerne, V-Wurzel

Punktiert (kleine Punkte): VII-Kerne, VII-Wurzel

Schräg schraffiert, rechtskursiv: X-Kernsystem

Schräg schraffiert, linkskursiv: ventromedialer X-Kern

Doppelt schräg schraffiert (rechts- u. linkskursiv): IX-Kernsystem

Weiß: Nu. intermed.

Schwarz: Ventraler XII-Kern

Pfeil: Ebene des Calamus scriptorius

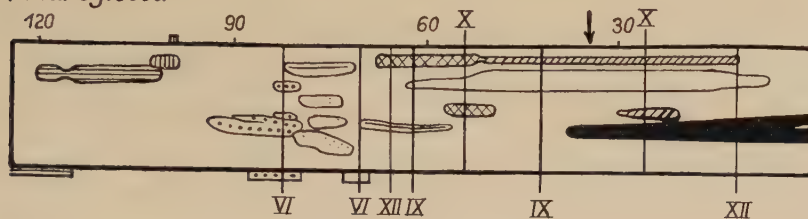
Die Grenzen der Nervenwurzelgebiete sind durch Tuschstriche, welche die den Hirnnerven entsprechenden Nummern tragen, eingezeichnet. Verlängerung der Striche über den Ventralrand der Diagramme deutet auf ventralen, Verlängerung über den Dorsalrand, auf dorsalen Austritt der Hirnnerven hin.

Alle Oblongatakerndiagramme wurden vom Verfasser für vorliegende Arbeit als Originale angefertigt.

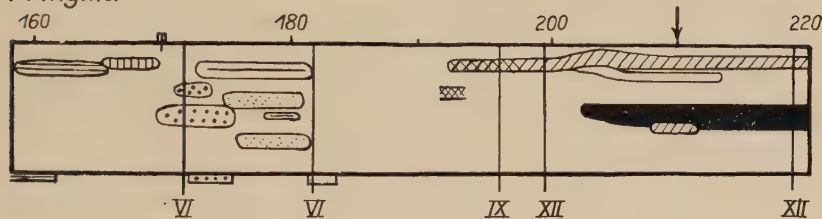
Absolute Vergrößerung der Oblongatakerndiagramme

Androglossa	ungefähr 50fach
Fringilla	ungefähr 103fach
Upupa	ungefähr 76fach
Phalacrocorax	ungefähr 30fach
Larus	ungefähr 48fach
Columba	ungefähr 138fach
Buteo	ungefähr 80fach
Bubo	ungefähr 34fach
Anser	ungefähr 44fach
Cygnus	ungefähr 43fach
Ardea	ungefähr 59fach
Phoenicopterus	ungefähr 61fach
Struthio	ungefähr 30fach
Dromaeius	ungefähr 39fach

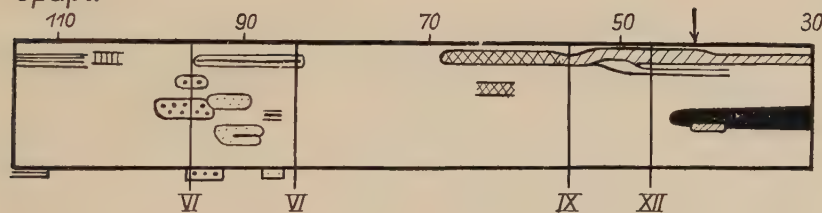
Androglossa



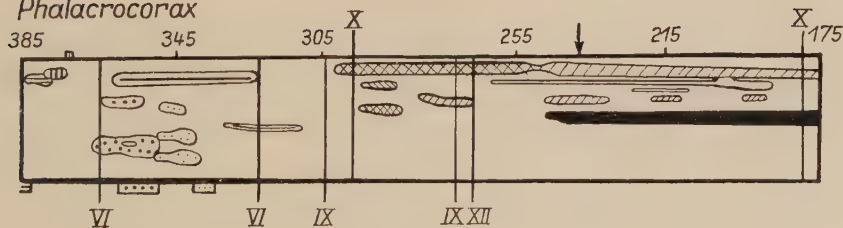
Fringilla



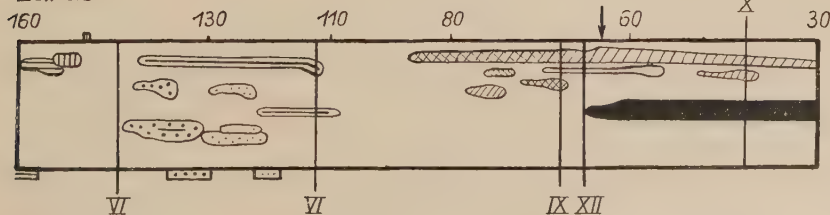
Upupa

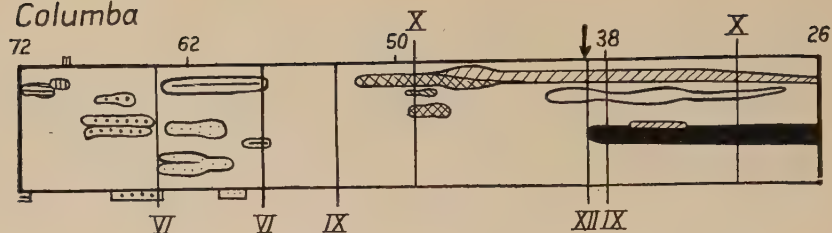
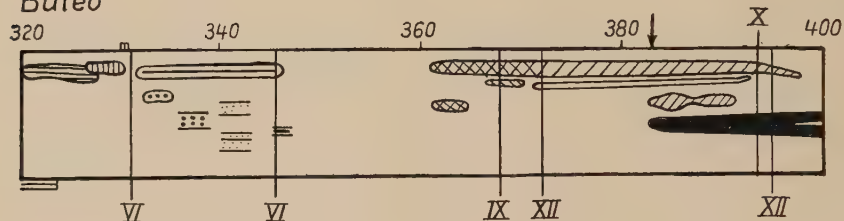
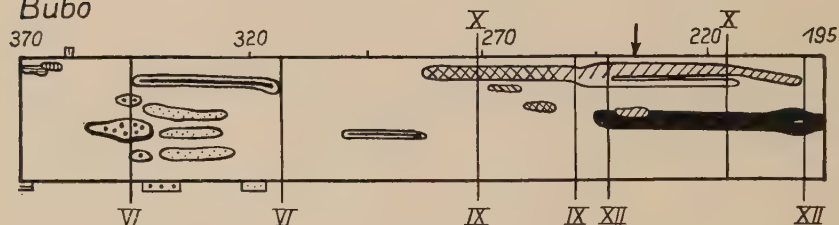
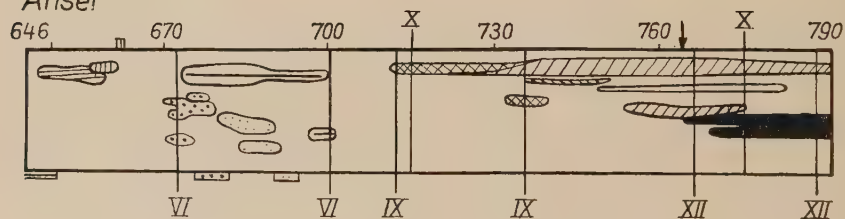
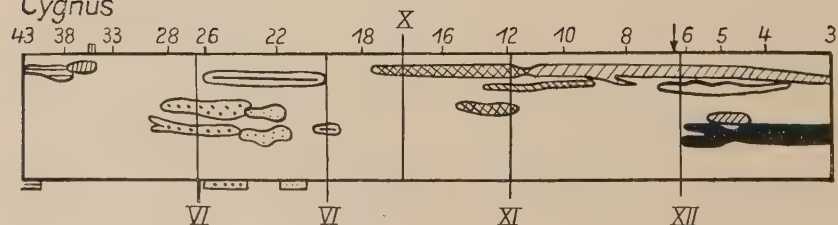


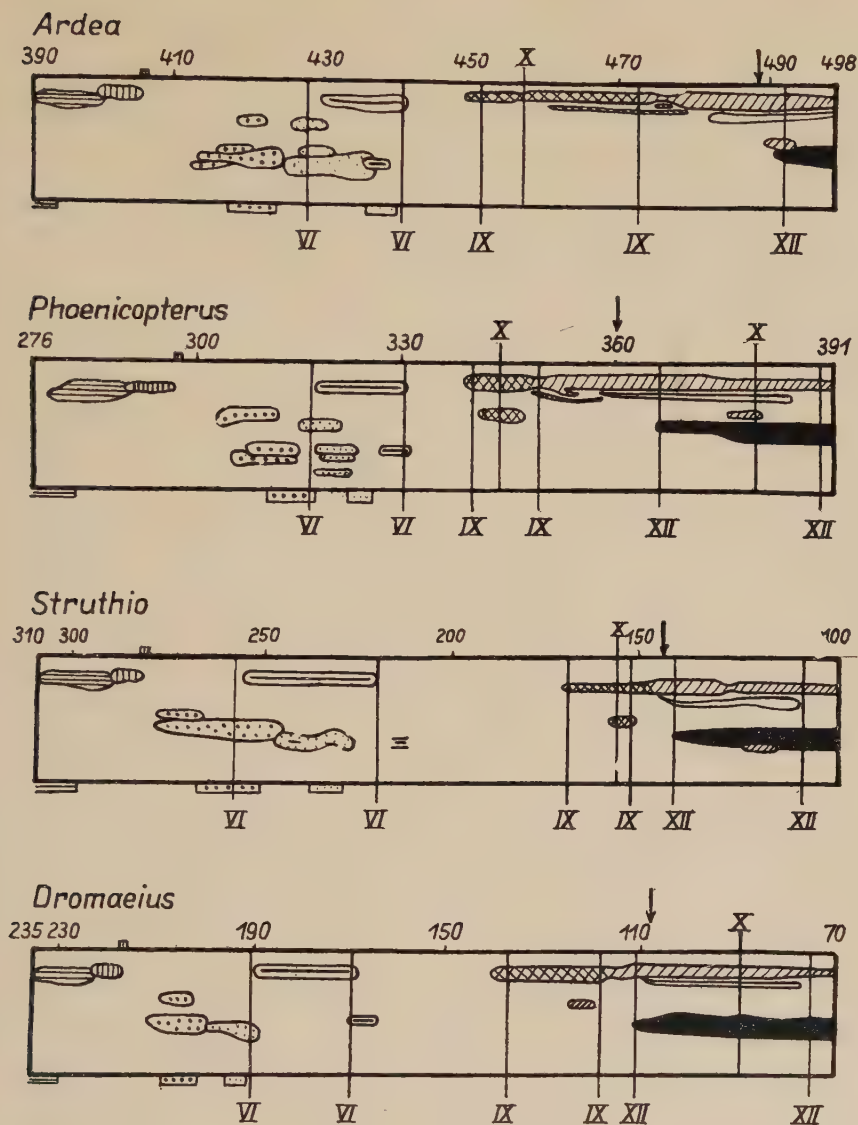
Phalacrocorax



Larus



Columba*Buteo**Bubo**Anser**Cygnus*



II. Zusammenfassung und Diskussion der Untersuchungsergebnisse

1. Vergleichende Betrachtung der hinteren somatomotorischen Kernsäule

Bei Untersuchung der hinteren somatomotorischen Kernsäule der Vogeloblongata lenkt die Zweiteilung derselben besondere Aufmerksamkeit auf sich, die allen bisher untersuchten Vogel-

arten eigen ist. Eine weniger spezialisierte, ventrale Zellgruppe stellt die Rostralverlängerung der ventralen motorischen Kernsäule des Rückenmarks dar. Von dieser treten mehrere XII-Bündel, spinalnervenähnlich aus. Dieser Kern wird nach Brandis (1893—95) als ventraler XII-Kern bezeichnet.'

Eine zweite Gruppe von XII-Zellen stellt der dorsale XII-Kern dar. Dieser steht bei allen hier untersuchten Vogelarten mit X-Zellen in Verbindung und bildet einen, aus einem somatischen XII-Teil und einem viszeralem X-Teil bestehenden Kern, den Kappers (1912) als Nucleus intermedius bezeichnet.

Der ventrale XII-Kern: Die Zweiteilung der XII-Zentren fehlt nach Kappers (1921) allen Ordnungen der Reptilien. Diese besitzen eine einheitliche XII-Säule, welche die Rostralverlängerung der motorischen Vorderhornsäule des Rückenmarks darstellt und dem ventralen XII-Kern der Vögel entspricht. Die erheblich über den Calamus scriptorius reichende Rostralausdehnung der XII-Säule bei Reptilien, Tieren mit muskulöser und häufig sehr beweglicher Zunge, ist durch eine frontale und dorsale Verlagerungstendenz dieser, unter Einfluß des sensorischen Geschmacksareals (VII und IX) der Oblongata zu erklären. Im Zusammenhang mit dem Ausfall des Geschmackszentrums der Oblongata als Stimulationszentrum für den XII-Kern der Vögel (Bath 1906) und in Übereinstimmung mit der typischen Zungenausbildung derselben, läßt der ventrale XII-Kern der untersuchten Vogelarten Ventralverlagerung und geringe Querschnittsgröße erkennen. Bei allen hier bearbeiteten Vögeln erreicht der ventrale XII-Kern meist unmittelbar rostral des Calamus sein Vorderende. Bei Säugetieren ist nur ein dem XII-Kern der Reptilien (Kappers 1921) entsprechender XII-Kern ausgebildet. Dieser weist in Übereinstimmung mit der großen physiologischen Bedeutung der Zungenbeweglichkeit für Säuger, erhebliche Ausbildung auf.

Im Nucleus intermedius konnte Brandis (1895) durch an *Falco sp.* erhobene Degenerationsbefunde die Anwesenheit von X- und XII-Zellen wahrscheinlich machen. Kosaka und Yagita (1903) wiesen bei *Gallus* und *Anas* die Anwesenheit von XII-Zellen im Nucleus intermedius mit Sicherheit nach.

Der X-Anteil des Nucleus intermedius (Nu. intermedi.): Ähnlich wie bei Säugetieren, wo eine Ventralverlagerung von X-Zellen, die unter anderem die Larynxfunktion repräsentiert, in Verbindung mit dem motorischen IX-Kern der Säuger

den Nu. ambiguus bildet, so dürfte bei Vögeln in der Vereinigung der X-Zellen des Nu. intermed. mit XII-Zellen, das Ergebnis einer Verlagerung der Larynxfunktionen repräsentierenden Zellen unter neurobiotaktischem Einfluß zu verstehen sein.

Der XII-Anteil des Nu. intermed.: Die Muskulatur des Syrinx entstammt dem M. sternohyoideus. Seine Innervation

Androglossa

Präp. 35

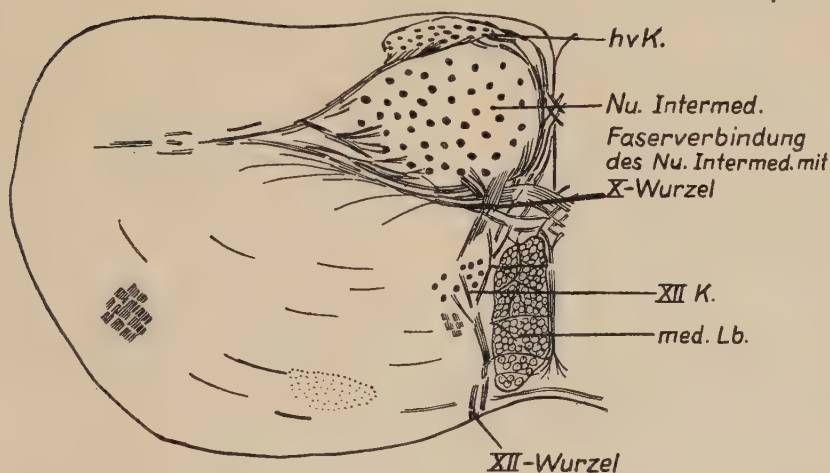


Abb. 1. Querschnitt durch die Medulla oblongata bei *Androglossa* in Höhe des Austrittes der Vagusfasern aus dem Nu. intermed. Zeigt Größenverhältnisse von hvK zu Nu. intermed. und ventralem XII-Kern. Vergrößerung 20fach. Original

erfolgt durch den R. laryngicus hypoglossi, der bei Vögeln wesentlich weiter dorsal entspringt, als der bei Säugetieren homologe R. descendens hypoglossi. Nach Kappers (1912) entspringen die motorischen Syrinxfasern den XII-Zellen des Nu. intermed. Man darf annehmen, daß der Nu. intermed. als Ausdruck enger funktioneller Zusammenarbeit der XII-Wurzelgebiete, welche Syrinxfunktionen repräsentieren, mit ventralverlagerten X-Zellen, in welchen Larynxfunktionen verankert erscheinen, aufzufassen ist.

Addens (1933) griff Degenerationsbefunde von Kosaka und Yagita (1903) auf, die nahelegen, daß der Rostralteil des dorsalen XII-Kernes auch einen Teil der Zungenmuskulatur repräsentiere. Addens lenkte die Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, den Nu. intermed. als Ausdruck der Zusammenarbeit der Zungenmuskulatur mit der vom Vagus innervierten Larynx-

muskulatur der Vögel anzusehen. Die in vorliegender Arbeit an *Androglossa* erhobenen Befunde sprechen für diese Annahme. Bei allen anderen hier untersuchten Vogelarten ist die Ausbildung des Rostralteiles des dorsalen XII-Kernes gering (Abb. 1).

Bei *Androglossa* übertrifft der Nu. intermed. den dorsalen X-Kern an Sagittalerstreckung. Er erreicht sein Caudalende erheblich hinter dem des dorsalen X-Kernes und zeigt in allen Quer-

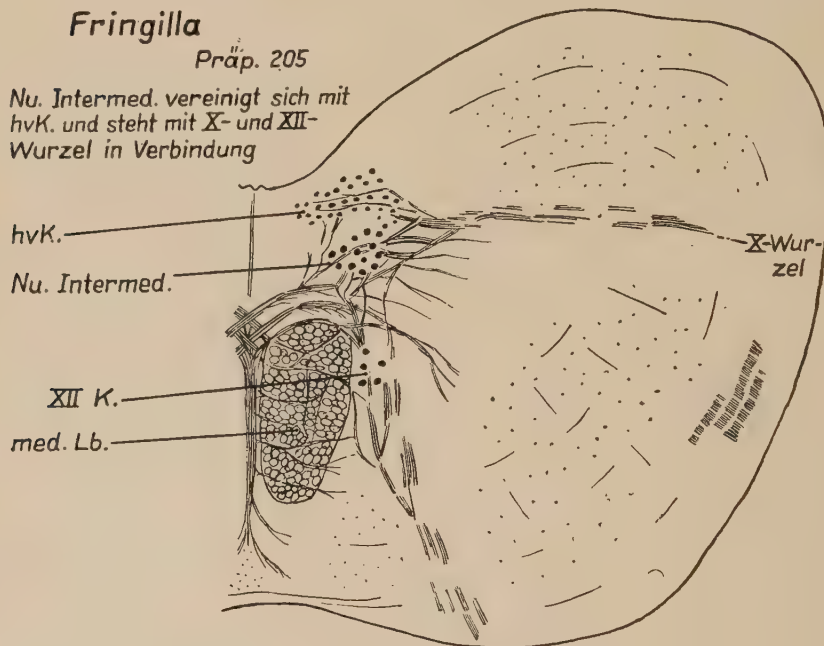


Abb. 2. Oblongataquerschnitt von *Fringilla* in Höhe der Vereinigung des Nu.intermed. mit der hvK. Der Nu. intermed. steht mit der X- und XII-Wurzel in Faserverbindung. Vergr. 40fach. Original

schnittsebenen eine den dorsalen X-Kern wesentlich übertreffende Größe. Die Zellen des Nu. intermed. gehören einer großen, multipolaren Zellform an. Die dem Nu. intermed. entspringenden Fasern schließen sich fast ausnahmslos ungekreuzt, in Form mehrerer kräftiger, ventralwärts ziehender Faserbündel der ventralen XII-Wurzel an und setzen diese über das Vorderende des ventralen XII-Kernes rostral fort. Entgegen den Beobachtungen von Black (1922), der bei *Cacatua roseicapilla* den Austritt von Vagusfasern aus dem Nu. intermed. völlig vermißte, konnten in der hier untersuchten Serie, auf den Präparaten 32—35 vom Nu. intermed. mit der dorsalen X-Wurzel austretende Fasern nachgewiesen werden.

Bekanntlich zeigt die Syrinxmuskulatur der *Psittaci* gute Ausbildung in Form dreier paariger Syrinxmuskeln, sie weist jedoch keinen so hohen Grad der Entfaltung auf, wie bei den meisten *Passeres*. Die Differenzierung der Syrinxmuskeln bei Papageien läßt die Annahme, der so gewaltig ausgeprägte Nu. intermed. könnte die zentralnervöse Repräsentation derselben darstellen, nicht zu. Mudge (1901) zeigte nun, daß der Zungenkörper der *Psittaci*, im Gegensatz zu allen anderen Vogelarten aus hochdifferenzierter Muskulatur besteht, welche sich weit in den proximalen und distalen Zungenteil erstreckt. Im Zusammenhang damit liegt die Annahme nahe, daß die Zunge mit der Lautproduktion dieser Tiere in innigem Zusammenhang steht. Zweifellos stellt die Zunge der *Psittaci* einen für die Artikulation der durch Syrinxvibrationen erzeugten Tonqualitäten wesentlichen Bestandteil dar. Man darf mit Recht in der so bedeutenden Ausbildung des XII-Teiles des Nu. intermed. eine zentralnervöse Verankerung der reich differenzierten Zungenmuskulatur erblicken. Diese Annahme stimmt mit der relativ geringen Entwicklung des caudalen, den Syrinx repräsentierenden Teiles des Nu. intermed. überein. Die Mannigfaltigkeit der Zungenaktionen bei der Lautproduktion der *Psittaci* wird durch die Größe ihrer zentralnervösen Repräsentationen verständlich. Die Frontalausdehnung des Nu. intermed. bei *Androglossa* steht in Übereinstimmung mit der Entwicklung des sensiblen IX-Geschmackskernes, der sich nach Bath (1906) bei *Psittaci* guter Ausbildung erfreut. Bau und Größe des Nu. intermed. von *Androglossa* unterscheidet sich wesentlich von der Ausbildung dieses Kernes bei allen anderen untersuchten Vogelarten. Für letztere sei eine Gegenüberstellung der Ausbildung des XII-Anteiles des Nu. intermed. mit der Syrinxdifferenzierung gegeben. Die Angaben über den Ausbildungsgrad der Laut-Syrinxmuskulatur übernehme ich von Stresemann (1927—34).

Bei *Passeres* erfährt der Syrinx durchwegs bedeutende Ausbildung. *Fringilla*: Die Querschnittsgröße des Nu. intermed. ist in allen Ebenen geringer als die des dorsalen X-Kernes. Der Rostralteil des Nu. intermed. vereinigt sich mit dem dorsalen X-Kern. Es sind jedoch auch rostral dieser Ebene große Intermediuszellen im Ventralteil des dorsalen X-Kernes nachweisbar. Die Mehrzahl der Intermediusfasern schließen sich der Hypoglossuswurzel an und setzen diese über das Rostralende des ven-

tralen XII-Kernes fort. Ein Anschluß von Intermediusfasern an die X-Wurzel konnte ausschließlich für die mit der hvK vereinigten Intermediuszellen gesichert werden (Abb. 2).

Upupa läßt einen einfachen Syrinx ohne Lautsyrinxmuskulatur erkennen. Der Nu. intermed. weist geringe Caudalausdehnung auf, XII-Fasern reichen jedoch über das Vorderende des ventralen XII-Kernes erheblich rostralwärts.

Phalacrocorax zeigt geringe Ausbildung der Lautsyrinxmuskulatur. Bei verwandten Steganopoden erfährt diese Muskulatur völlige Rückbildung. Vom Caudalteil des Nu. intermed. ziehen etliche Fasern ausschließlich zur XII-Wurzel. Die Aufspaltung des Rostralteiles des Nu. intermed. in eine mit der X- und eine mit der XII-Wurzel in Verbindung stehende Kerngruppe, die wohl mit der verschiedenen funktionellen Bedeutung der beiden Zellgruppen zusammenhängt, verdient Beachtung.

Bei *Larus* fehlt die Ausbildung echter Lautsyrinxmuskulatur. Der Nu. intermed. zeigt geringe Größe. Der Ursprung von XII-Fasern aus dem Nu. intermed. reicht nicht über das Rostralende des ventralen XII-Kernes hinaus.

Columba besitzt einen kleinen, charakteristisch gebauten Syrinx mit echter Lautsyrinxmuskulatur. Der Nu. intermed. steht der Querschnittsgröße des dorsalen X-Kernes nur unwesentlich nach und entsendet eine erhebliche Zahl von Nervenfasern zur XII-Wurzel.

Bei *Buteo* erfährt der muskuläre und der membranöse Teil des Syrinx geringe Entwicklung. Der Nu. intermed. weist bedeutende Sagittalerstreckung und geringe Querschnittsgröße auf. Er entsendet aus seinem Caudalteil eine Anzahl von Fasern zur XII-Wurzel.

Bubo zeigt geringe Ausprägung des Syrinx mit einem Paar echter Lautsyrinxmuskeln. Es überwiegen XII-Fasern, die bis zum Rostralende des Nu. intermed. verfolgbar sind (Abb. 8).

Bei *Anser* beobachtet man schwache Ausprägung des Syrinx. Die Trachea ist lang, in Schlingen gelegt und zeigt mehrere Erweiterungen. Die Querschnittsgröße des Rostralteiles des Nu. intermed. ist klein, die Zahl der XII-Fasern niedrig.

Bei *Cygnus* konnte nur für eine geringe Anzahl von Intermediusfasern, aus dem Mittelteil des Kernes, ein Anschluß an die XII-Wurzel gesichert werden. Die Syrinxausbildung entspricht der von *Anser*.

Ardea: In der Reihe der *Ciconiiformes* ist der Syrinx in Rückbildung begriffen. Bei *Ardea* besitzt er ein Paar echter Syrinxmuskeln. Die Zunge ist lang und spitz. Der Nu. intermed. erreicht in seinem Caudalteil nahezu die Querschnittsgröße des dorsalen X-Kernes. Der Caudalteil des Kernes entsendet eine Anzahl von XII-Fasern.

Bei *Phoenicopterus* fehlen echte Lautsyrinxmuskeln sowie die Zunge vollständig. Der Nu. intermed. ist relativ groß. Im Mittelteil des Kernes verleiht eine kleine dorsomediale Zellgruppe wenigen XII-Fasern ihren Ursprung. Die deutlich ausgeprägte zentralnervöse Repräsentation der Syrinxmuskulatur weist auf eine Rückbildung derselben bei *Ardea* und *Phoenicopterus* hin.

Bei *Struthio* fehlt die Ausbildung echter Lautsyrinxmuskulatur. Der Nu. intermed. besitzt geringe Größe. Aus seinem Caudalteil entspringen einige XII-Fasern, deren Zahl rostralwärts rasch abnimmt.

Auch *Dromaeius* läßt keinerlei echte Lautsyrinxmuskulatur erkennen. Die Zahl der aus dem Nu. intermed. austretenden XII-Fasern ist gering.

2. Die hintere viszeromotorische Kernsäule

Die bulbären effektorischen Glossopharyngicus- und Vaguszentren der Vögel liegen den ihnen entsprechenden sensorischen Oblongatazentren enge medial benachbart. Die durch sie gebildete hintere viszeromotorische Kernsäule (hvK) erstreckt sich durch Aufnahme von IX-Zellen weiter rostral als die entsprechende Bildung bei Reptilien und Säugern und setzt sich bei den allermeisten Vogelarten über die IX-Wurzel rostralwärts fort (Abb. 6).

Folgende von der hvK ableitbare Ventralverlagerungen von Zellen sind für Vögel kennzeichnend:

- a) Der X-Zellen enthaltende Teil des Nu. intermed., welcher im Zusammenhang mit diesem Kern eingehend gewürdigt wurde.
- b) Die von Kappers (1912) als „ventraler X-Kern“ beschriebene Zellgruppe, die in der vorliegenden Arbeit präziser als ventrolateraler X-Kern bezeichnet wird.
- c) Der von Kappers (1912 ohne weitere Angabe erwähnte ventromediale X-Kern, dessen Größe- und Lagebeziehungen ebenso wie die von b) vergleichend studiert wurden.

- d) Der ventrale IX-Kern, der erstmals von Mesdag (1906) an Hühnerembryonen beobachtet, später von Sanders (1929) an *Passer domesticus* nachgewiesen wurde und ventrolateral der hvK liegt.

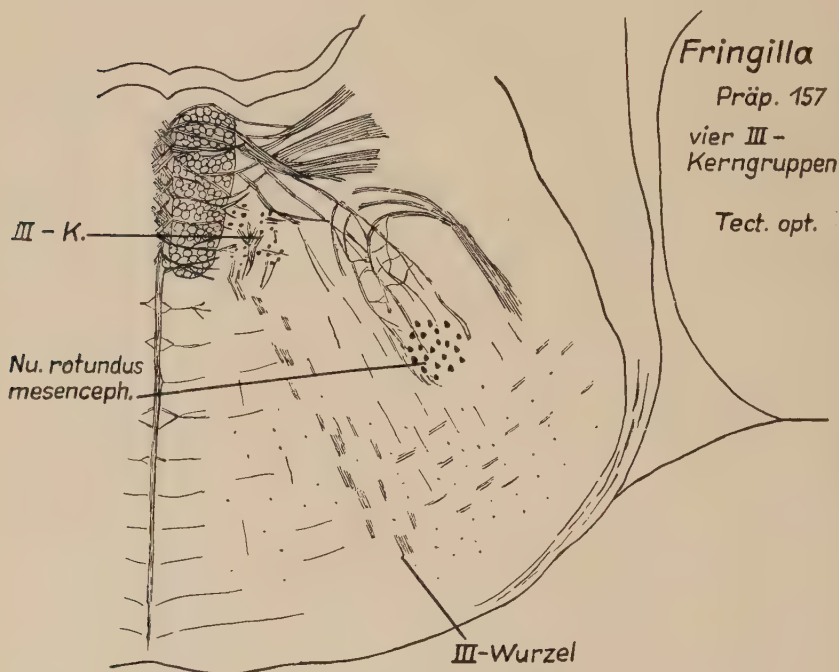


Abb. 3. Querschnitt durch das Mesencephalon bei *Fringilla*. Zeigt Gliederung des III-Kernes sowie den Nu. rotundus mesencephali. Vergr. 40fach. Original

Nach Kappers (1912) repräsentiert der dorsale X-Kern die Motilität des unteren Ösophagus, des Kropfes, des Magens und der Lunge direkt, oder mittels vegetativer Neuronen. Vermeulen (1913) versuchte für verschiedene Wirbeltierformen eine direkte Beziehung der Entwicklung des Verdauungstraktes und des dorsalen motorischen X-Kernes aufzuzeigen. Die Ergebnisse vorliegender Arbeit bestätigen, wie noch auszuführen ist, diese Beziehungen.

Der ventrolaterale X-Kern stellt offenbar die bulbäre Repräsentation eines Teiles der Pharynxinnervation dar. Der Caudalteil dieses Kernes verleiht übereinstimmend mit der funktionellen Bedeutung des Nu. ambiguus bei Säugern, den Fasern des N. depressor cordis ihren Ursprung. Der ventrolaterale X-Kern liegt

meist etwas caudal des Calamus. Seine Topographie entspricht der des Nu. ambiguus der Säugetiere, dessen Rostralteil auch den IX-Kern aufnimmt. Die Faserverbindung des ventrolateralen X-Kernes mit der effektorischen Vaguswurzel bei *Phalacrocorax*, *Larus*, *Buteo*, *Anser*, *Cygnus* und *Columba* zeugen eindeutig für die Zugehörigkeit dieses Kernes zum motorischen X-System.

Phalacrocorax

Präp. 212

Faserverbindung
des ventrolat. X K.
mit der hvK.
Nu. Intermed.
entsendet
Fasern zur
X- u. XII-
Wurzel.

spin. V
Wurzel
ventrolat.
X-K.

Tr. spinocerebellaris
Tr. spinotectalis

hvK.

ZK.

Nu. Intermed.

med. Lb.

XII K.

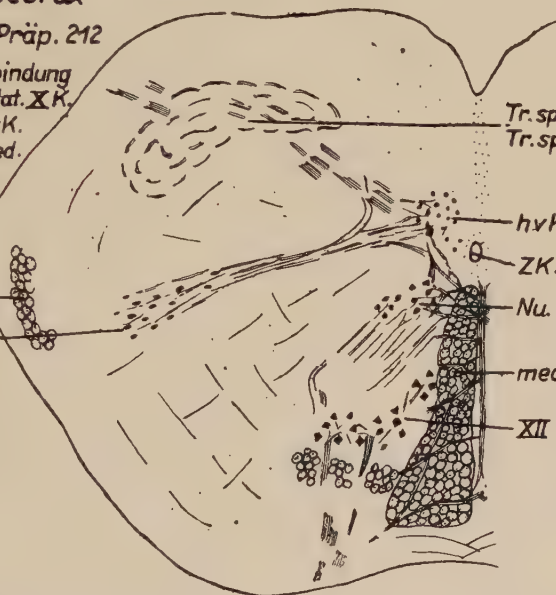


Abb. 4. Oblongataquerschnitt von *Phalacrocorax* in der Höhe des Vagusaustrittes. Der ventrolaterale X-Kern steht mit der X-Wurzel in Verbindung. Nu. intermed. und ventraler XII-Kern werden aufgezeigt. Vergr. 20fach. Original

Der ventromediale X-Kern wurde meist dicht ventral des Rostralteiles der hvK oder des von ihr lateralwärts ziehenden X-Fascrzuges beobachtet. Die Gestalt seiner Zellen entspricht jener des dorsalen X-Kernes. Bei *Buteo*, *Cygnus* und *Ardea* konnten aus dem ventromedialen X-Kern entspringende und zur motorischen X-Wurzel ziehende Fasern nachgewiesen werden. Dieser Umstand spricht für die Zugehörigkeit dieses Kernes zum motorischen Vagusssystem (Abb. 10).

Ein phylogenetischer Vergleich legt nahe, daß nur der ventrale IX-Kern der Vögel, dem motorischen IX-Kern anderer Wirbeltiere entspricht. Bei Vögeln liegt die Mehrzahl der motorischen IX-Zellen im Rostralteil der hvK. Die bei *Androglossa*, *Phala-*

crococorax, *Larus*, *Columba*, *Buteo*, *Anser*, *Cygnus*, *Ardea*, *Struthio* und *Dromaeius* vom ventralen IX-Kern zur IX-Wurzel ziehenden Fasern stellen die funktionelle Bedeutung dieses Kernes sicher.

Bei *Androglossa* besitzt die hvK geringe Sagittalerstreckung und mit Ausnahme ihres Rostralendes, kleinere Querschnitts-

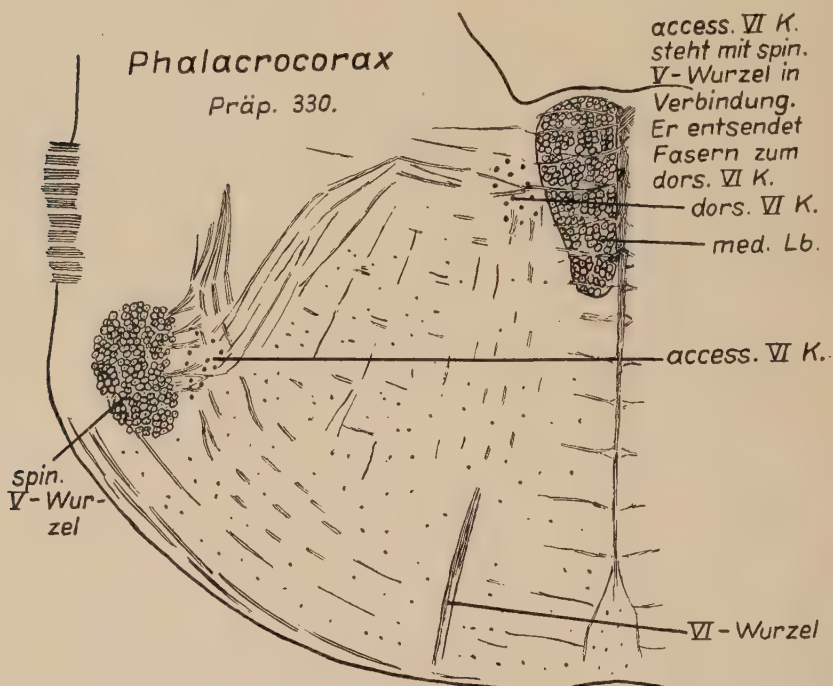


Abb. 5. Oblongataquerschnitt von *Phalacrocorax* in der Ebene des accessorischen VI-Kernes. Dieser Kern steht mit der spinalen V-Wurzel in Verbindung und entsendet Fasern zu dorsalem VI-Kern und VI-Wurzel. Vergr. 20fach. Original

größe als der Nu. intermed. Vermeulen (1913) und Black (1922) gaben an: „Kropf und Magen sind bei Psittaci nicht übermäßig stark, doch deutlich ausgebildet.“ Die Zahl der IX-Fasern ist hoch.

Bei *Fringilla* weist die hvK geringe Gesamtgröße auf. Die Zahl der motorischen IX-Fasern ist niedrig. Der IX-Teil der dorsalen Kernelsäule ist schwach ausgeprägt und vom Caudalteil derselben nicht abgesetzt.

Bei *Upupa* ist die Zahl der IX-Fasern größer, der IX-Teil der hvK stärker ausgebildet und deutlich abgegrenzt.

Bei *Phalacrocorax* besitzt die hvK bedeutende Ausdehnung. IX-Zellen im Ventral- und Rostralteil sind durch auffällige Größe ausgezeichnet. Ventrolateral der hvK gelangen drei deutlich ausgeprägte, mit der dorsalen Säule durch eine größere Anzahl von Fasern verbundene, ventrolaterale X-Kerne zur Beobachtung.

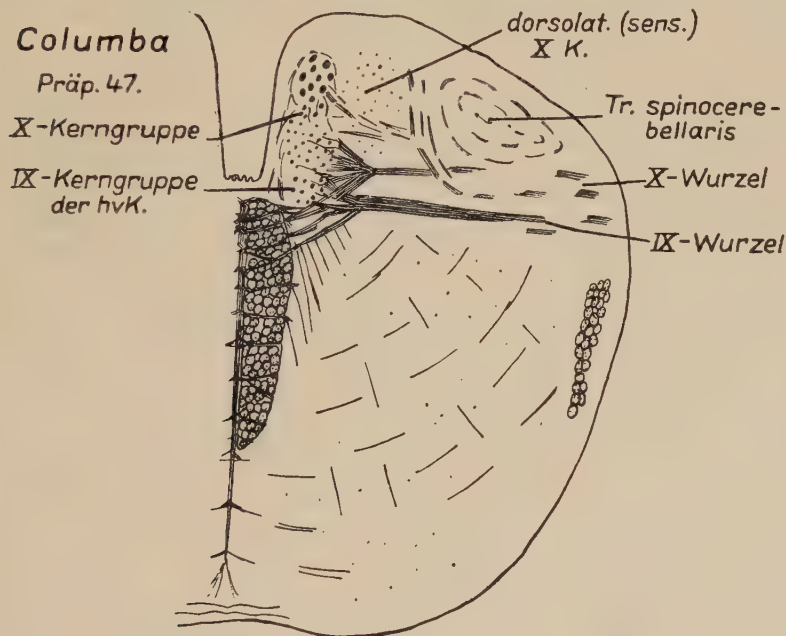


Abb. 6. Zeigt bei *Columba*, in Höhe des IX- und X-Wurzelaustrittes, je eine IX- und X-Zellgruppe innerhalb der hvK. Vergr. 30fach. Original

Ventrolateral des IX-Teiles der hvK erscheint ein ventraler IX-Kern. Die Ausprägung des Verdauungstraktes ist durch außerordentliche Dehnbarkeit des Ösophagus und einen sehr geräumigen Drüsenmagen gekennzeichnet (Abb. 4).

Bei *Larus* erscheint die Zahl der IX-Fasern stark vermehrt. *Larus* läßt je einen ventrolateralen X-Kern caudal und rostral des Calamus erkennen.

Bei *Buteo* ist die Sagittalausdehnung der hvK gering. Wie bei *Bubo* fehlt die Ausbildung eines Kropfes. Der Drüsenmagen erfährt bei beiden Arten gute Ausprägung, die motorischen Aufgaben des Verdauungstraktes sind jedoch gering.

Bubo zeigt nur mäßige Sagittalausdehnung der hvK. X-Fasern nehmen in größerer Zahl bis zu einer weit rostral gelegenen Ebene ihren Ursprung.

Bei *Anser* besitzt die hvK große Sagittalausdehnung. Der Rostralteil der hvK läßt dorsolateral größere, dichter gelagerte Zellen, die etwa zur Hälfte kreuzende IX-Fasern entsenden und ventromedial kleinere Zellen, die ausschließlich ungekreuzten X-Fasern ihren Ursprung verleihen, erkennen. Der ventrolaterale X-Kern weist bedeutende Sagittalerstreckung auf. Die gute Ausbildung des Verdauungstraktes und des Kropfes sei hervorgehoben (Abb. 9).

Während die Sagittalausdehnung der hvK bei *Cygnus* der von *Anser* gleicht, läßt nur der Mittelteil der dorsalen Kernsäule ebenso bedeutende Querschnittsgröße erkennen.

Bei *Ardea* weist die hvK erhebliche Gesamtgröße auf. Im rostralen Drittel der dorsalen Kernsäule geben kleinere Zellen des Ventralteiles der hvK vorwiegend gekreuzten IX-Fasern ihren Ursprung. Die Stärke der IX- und X-Wurzeln ist bedeutend.

Bei *Phoenicopterus* zeigt die hvK erhebliche Gesamtausdehnung. Ein rostraler, vorwiegend IX-Zellen enthaltender Teil ist durch eine kräftige Einschnürung deutlich abgegrenzt. Die Stärke der motorischen IX-Wurzel ist beträchtlich (Abb. 11).

Struthio zeigt schwache Ausbildung der hvK. Trotz geringer Sagittalausdehnung des rostral des Calamus gelegenen Anteiles ist die Zahl der IX-Fasern hoch.

Dromaeius läßt größere Ausdehnung des rostral des Calamus liegenden Teiles der hvK erkennen. Der Mittelteil der dorsalen Kernsäule weist bedeutende Querschnittsgröße auf.

3. Die vordere viszeromotorische Kernsäule

Die vordere viszeromotorische Kernsäule umfaßt die motorischen Oblongatazentren des V. und VII. Hirnnerven. Gegenüber Reptilien weist die Differenzierung dieser Kerne bei Vögeln eine der Ventralverschiebung ihrer Nervenwurzeln folgende Ventralverlagerung und weitergehende Aufspaltung derselben auf. Für alle untersuchten „Ratiten“ erwies sich die Ausbildung eines einzigen motorischen Facialiskerns als Kennzeichen, der etwa in der Ebene seines Wurzelaustrittes sowie zum Teil caudal davon liegt. Diese beiden Merkmale stimmen mit den entsprechenden Verhältnissen bei Reptilien vollkommen überein.

Alle studierten „Carinaten“ weisen eine Aufspaltung des motorischen VII-Kernes in mehrere selbständige VII-Kerngruppen auf. Bei diesen liegen die motorischen VII-Kerne stets rostral der

Ebene ihres Wurzelaustrittes. Kappers (1912) nahm an, daß die Caudallage des dorsalen motorischen VII-Kernes anderer Wirbeltierklassen als Ausdruck einer Verlagerungstendenz von motorischen VII-Zellen in die Richtung ihrer Stimulationszentren, der sensorischen IX-Zentren, zu verstehen sei. Nach Bath (1906) zeigt jedoch der sensorische IX-Teil der „Carinaten“, der als ein-

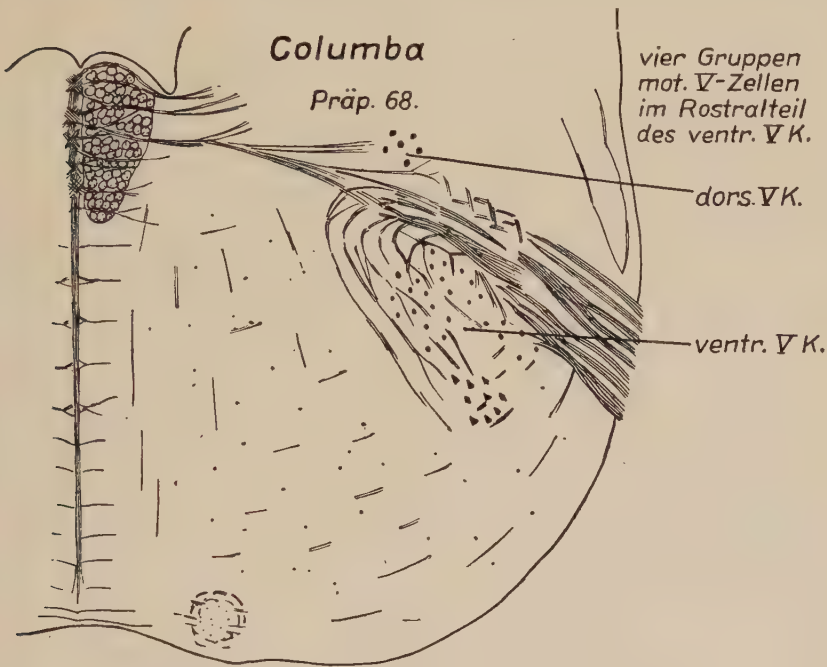


Abb. 7. Oblongataquerschnitt von *Columba* in Ebene der motorischen V-Wurzel. Erläutert Gliederung des ventralen V-Kernes und Lage des dorsalen V-Kernes. Vergr. 30fach. Original

ziger sensorischer Ast Geschmacksempfindungen vermittelt, sehr geringe Stärke und periphere Verzweigung. Somit verliert der sensorische IX-Kern weitgehend seine Bedeutung als Stimulationszentrum für die motorischen VII-Zellen und diese gelangen unter den Einfluß der für sie als Rezeptionszentren zunächst bedeutenden sensorischen V-Kerne, welche die Taktilität der Mundhöhle und der Kopfhaut vermitteln. Die aufgezeigte Rostralverlagerung des dorsalen VII-Kernes, der sich bei *Psittaci* dem V-Kern anschließt, ist wesentlich, da die bulbären motorischen Repräsentationen von Schnabelöffnung (VII) und Schnabelverschluß (V) so einander enge benachbart liegen und wahrscheinlich unter

dem Einfluß gleicher sensorischer Stimulationen stehen. Versluis (1910) verwies darauf, daß bei Schnabelöffnung der Vögel, insbesondere bei Papageien, häufig ein Heben des Oberschnabels mit der Senkung des Unterschnabels in Verbindung steht. Diese Bewegung wird von dem, vom motorischen V innervierten M. protractor pterygoidei ausgelöst.

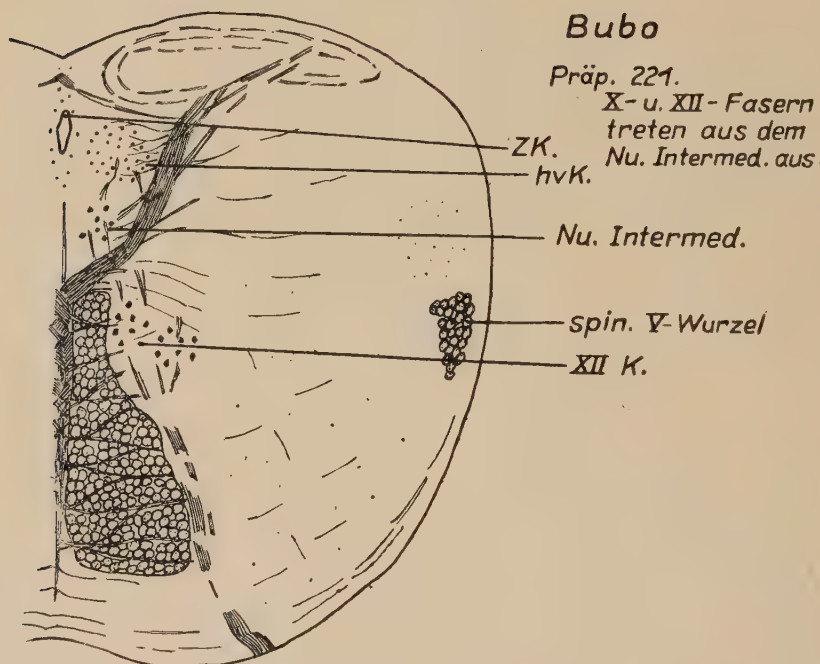


Abb. 8. Oblongataquerschnitt von *Bubo* in Höhe der X- und XII-Wurzel. Läßt ventralen XII-Kern, Nu. intermed. und hvK erkennen. Vergr. 20fach. Original

Bei *Androglossa*, *Phalacrocorax*, *Bubo* und *Phoenicopterus* sind drei deutlich getrennte VII-Kerne nachweisbar. Black (1922) führte für diese die Bezeichnungen:

- a) Ventraler VII-Kern,
- b) Intermedialer VII-Kern und
- c) Dorsaler VII-Kern ein (Abb. 12).

Kosaka und Hiraiwa (1908) verdanken wir Degenerationsbefunde von *Gallus domesticus*, die beweisen, daß der ventrale VII-Kern, der „Hauptkern“ Kosakas und Hiraiwas den M. subcutaneus colli (Sphincter colli), der intermediale VII-Kern

oder „Nebenkern“ den *M. mylohyoideus posterior* und der dorsale VII-Kern oder „Digastricus-Kern“ den *M. depressor mandibulae* repräsentiert. Ein echter *M. digastricus* ist bei Vögeln nicht ausgebildet. Der *M. depressor mandibulae* der Vögel entspricht dem hinteren, vom VII innervierten Bauch des *M. digastricus* der Säugetiere. Der vordere, vom V versorgte Bauch desselben fehlt bei Vögeln.

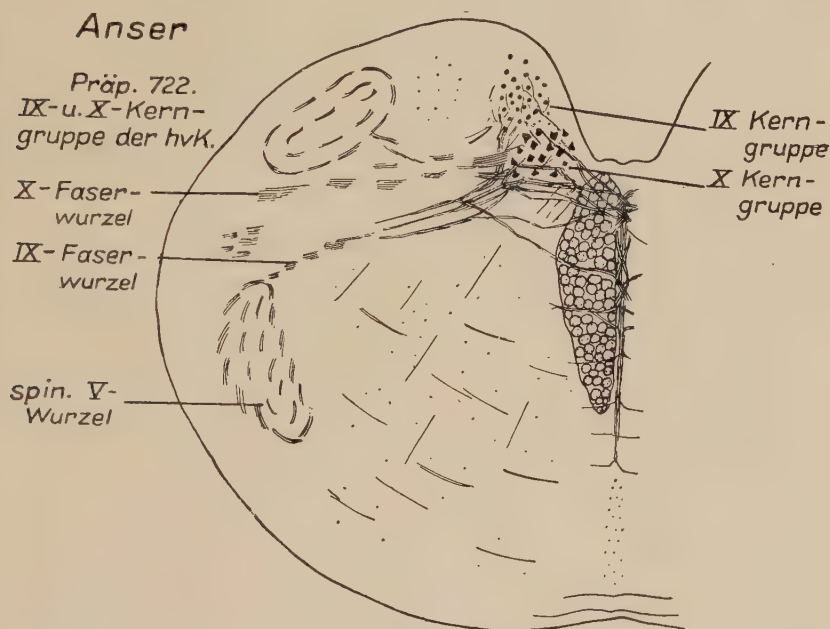


Abb. 9. Oblongataquerschnitt von *Anser*, zeigt IX- und X-Kerngruppe der hvK sowie IX- und X Wurzelaustritt. Vergr. 30fach. Original

Bei *Fringilla*, *Upupa*, *Larus*, *Columba*, *Buteo*, *Anser*, *Cygnus* und *Ardea* konnten nur zwei deutlich getrennte VII-Kerngruppen unterschieden werden. Bei diesen Arten hat sich offenbar der intermediale VII-Kern mit dem ventralen VII-Kern vereinigt. *Larus*, *Columba*, *Buteo* und *Ardea* weisen Übergänge zu einer solchen Vereinigung auf.

Die Oblongatazentren der motorischen V-Wurzel sind bei allen untersuchten Arten in Form eines meist wesentlich kleineren dorsalen V-Kernes und eines größeren, oft reich differenzierten ventralen V-Kernes ausgeprägt. Die Verhältnisse der motorischen Trigeminiuskern erscheinen bei „Ratiten“ ursprünglicher, da die Dorsallage des ventralen V-Kernes, sowie die relativ geringe

Ausbildung des dorsalen V-Kernes, den Oblongataverhältnissen von *Alligator* und *Chelone* (Kappers, Huber und Crosby 1936) gleichen. Die Größe der motorischen V-Kerne erwies sich bei körnerfressenden Vögeln durchwegs bedeutender, als bei Weichfressern (Abb. 7).

Androglossa: Bath (1906) verwies auf die starke Ausbildung der Geschmacksfasern des N. glossopharyngicus bei *Psittaci*,

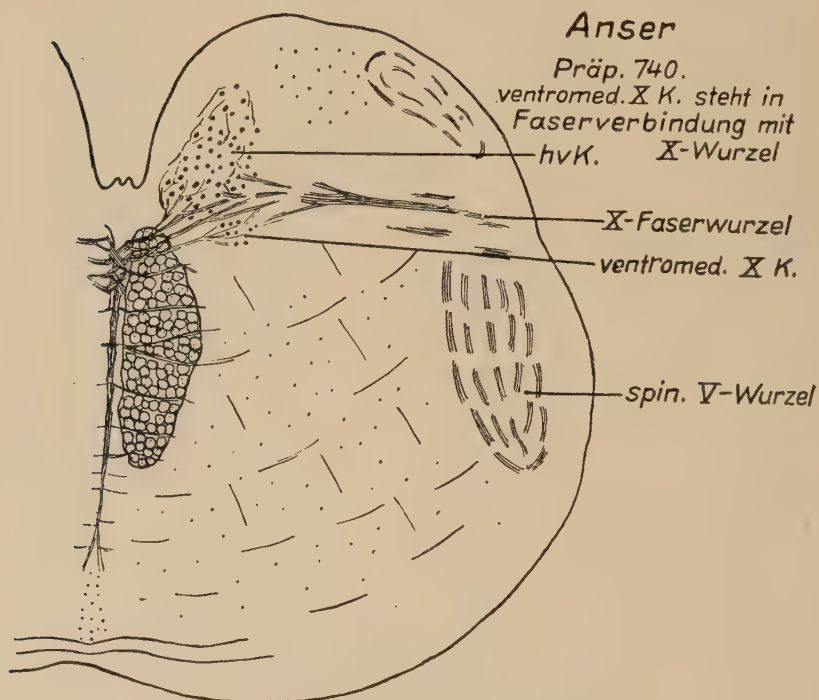


Abb. 10. Oblongataquerschnitt von *Anser*, in Höhe des ventromedialen X-Kernes. Faserverbindungen des genannten Kernes mit der X-Wurzel werden dargestellt. Vergr. 30fach. Original

deren Zahl die anderer Vögel mit gleich großer Gehirnausbildung etwa um das Zehnfache übertrifft. Es darf angenommen werden, daß die Caudallage der motorischen VII-Kerne durch die Stimulationswirkung der sensorischen IX-Zentren bedingt ist. Der Kontakt zwischen dorsalem VII-Kern und ventralem V-Kern ist kein so enger als ihn Black (1922) bei *Cacatua roseicapilla* vorfand.

Bei *Fringilla* erscheinen die motorischen VII-Kerne wesentlich weiter rostral der Austrittsebene ihrer Faserwurzel verlagert. Ventraler und dorsaler VII-Kern besitzen bedeutende Größe. Der

dorsale VII-Kern kann von dem angrenzenden, groß ausgebildeten ventralen V-Kern nicht getrennt werden.

Bei *Upupa* läßt der ventrale VII-Kern eine Gliederung in eine dorsale und eine ventrale Zellgruppe unterscheiden. Dieser Umstand legt die Annahme einer Vereinigung von ventralem und intermedialem VII-Kern nahe.

Bei *Phalacrocorax* sind drei VII-Kerne ausgebildet. VII-Fasern entspringen dem Caudalteil aller drei Kerne.

Bei *Buteo* sind zwei motorische VII-Kerne unterscheidbar, deren Sagittalausdehnung gleich der des ventralen V-Kernes nicht exakt abgegrenzt werden konnte.

Bei *Anser* weisen beide motorische V-Kerne geringe Größe und mangelnde Gliederung auf, Eigenschaften die zwanglos mit der Lebensweise dieser Art in Einklang gebracht werden können.

An das Rostralende des dorsalen VII-Kernes schließt bei *Cygnus* dorsomedial ein im Vergleich zu *Anser* größerer dorsaler V-Kern an. Der ventrale V-Kern besitzt geringe Querschnittsgröße, steht jedoch in seiner Sagittalausdehnung dem dorsalen V-Kern nicht nach.

Bei *Struthio* konnte nur ein einziger motorischer V-Kern nachgewiesen werden, der weit dorsal liegt. Der caudale und rostrale Teil des VII-Kernes wird von Marklamellen durchzogen, doch bleibt der Kern ungeteilt erhalten. Der VII-Kern liegt in der Ebene seines Nervenwurzelaustrittes. Der große ventrale V-Kern steht mit dem VII-Kern durch eine schmale Zellbrücke in Verbindung. Dorsal des Rostralteils des ventralen V-Kernes wird eine kleine dorsale V-Zellgruppe nachgewiesen. Die Mehrzahl der motorischen V-Zellen liegt etwa in der Höhe des V-Wurzelaustrittes (Abb. 13, 14).

Auch *Dromaeus* läßt nur die Ausbildung eines motorischen VII-Kernes erkennen, an welchen der ventrale V-Kern dicht rostral anschließt. Der dorsale V-Kern ist größer als bei *Struthio*.

4. Die Kerne der Augenmuskelnerven

Die Kerne der VI., IV. und III. Hirnnerven der Vögel weisen gegenüber anderen Wirbeltierklassen gewöhnlich bedeutendere Größe und reichere Differenzierung auf. L. Edinger (1908) legte nahe, daß eine enge Beziehung zwischen der Größe der Augen und Augenmuskulatur und ihren nervösen Zentren bestünde. Die Ergebnisse vorliegender Arbeit sprechen weitgehend für diese Annahme. Die Augenmuskelkerne (Amk) liegen durchwegs dem

medialen Längsbündel (med. Lb.) enge lateral benachbart und empfangen auf diesem Wege sicher zahlreiche Erregungen.

Der dorsale VI-Kern erreicht sein Caudalende bei zahlreichen untersuchten Vogelarten caudal des Hinterendes der VII-Kerne. Diesen Umstand hob Kappers (1912) als Kennzeichen für „Ratiten“ hervor und stellte ihn in Gegensatz zu den von ihm untersuchten Carinatengehirnen (*Spheniscus* und *Colymbus*). Die

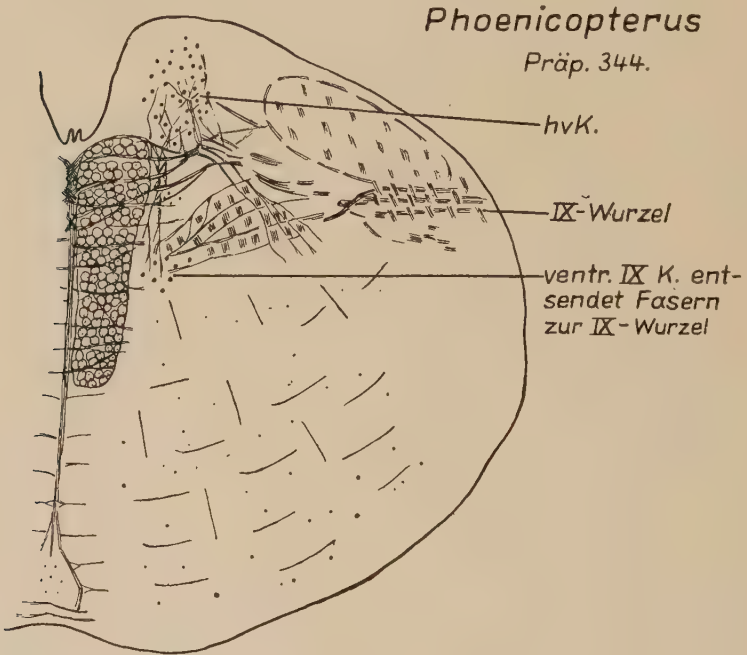


Abb 11. Oblongataquerschnitt von *Phoenicopterus* in der Ebene der IX-Wurzel. Illustriert Faserverbindungen des ventralen IX-Kernes mit der IX-Wurzel. Vergr. 20fach. Original

vorliegende Arbeit zeigt erhebliche Caudallage des VI-Kernes bei *Dromaeius*, es konnte jedoch bewiesen werden, daß auch bei einer Reihe von Carinaten (*Upupa*, *Phalacrocorax*, *Larus*, *Columba*, *Ardea*, *Phoenicopterus*) sich der dorsale VI-Kern über das Hinterende der VII-Kerne caudalwärts ausdehnt und dies keineswegs ein ausschließlich „Ratiten“ eigentümliches Merkmal darstellt. Ein bis zwei der insgesamt fünf bis sechs Bündelpaare treten caudal der Austrittsebene der VII-Wurzel aus.

Untersuchungen von Mesdag (1906) und Bok (1915) an Hühnerembryonen legen die Annahme nahe, daß sich der dorsale VI-Kern im Laufe der Embryonalentwicklung, zentrifugalen

Stimulationen folgend, aus einer mehr caudalen Lage rostralwärts verlagere.

Der N. abducens innerviert jedoch nicht nur den M. rectus externus, sondern, wahrscheinlich durch den accessorischen VI-Kern repräsentiert, auch den M. der Membrana nictitans. Der accessorische VI-Kern wurde von van Gehuchten (1893) an Hühnerembryonen entdeckt, seine morphologische und physio-

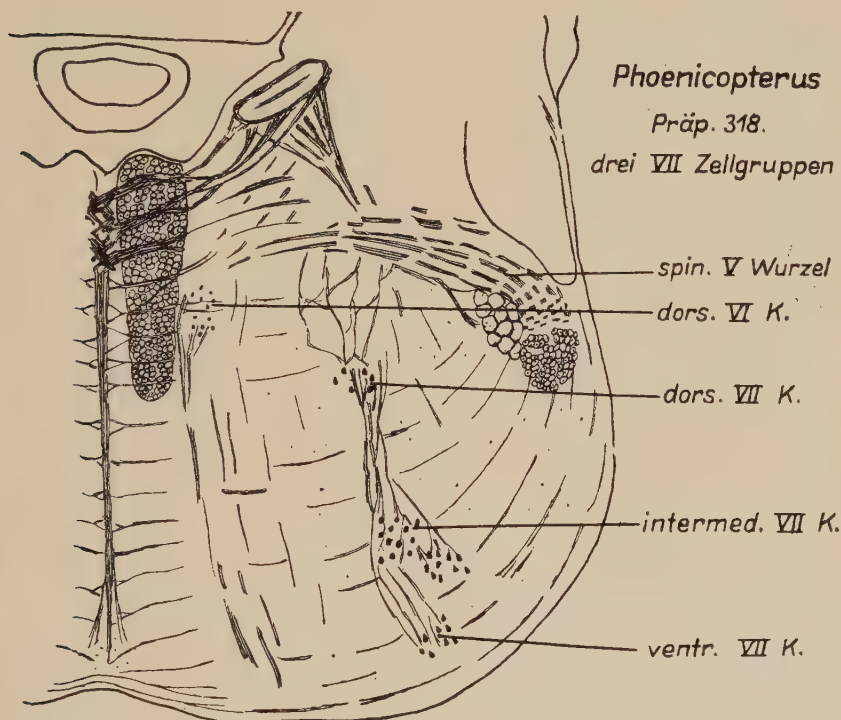


Abb. 12: Oblongataquerschnitt von *Phoenicopterus*, gestattet die Unterscheidung dreier motorischer VII-Kerne. Vergr. 20fach. Original

logische Bedeutung für Amnioten von Terni (1924) behandelt. Er erscheint bei allen untersuchten Vogelarten ventral des Caudalendes des dorsalen VI-Kernes und unterscheidet sich von diesem durch den Besitz größerer und stärker gefärbten Zellen. Der accessorische VI-Kern liegt der spinalen V-Wurzel stets enge medial benachbart. Dieser schließen sich vornehmlich Fasern des R. ophthalmicus trigemini (weiter caudal auch einige sensorische X- und IX-Fasern) an, welche taktile Reize der Kopf- und Ober-schnabelhaut, namentlich den motorischen Zentren des Cervical-

marks vermitteln. Bei vielen Vogelarten stellt die Kopf- und Ober-schnabelhaut ein sehr wichtiges, vom R. ophthalmicus versorgtes Empfindungsorgan dar, dessen sensorische Fasern zum Teil in das Vorderhirn aufsteigen (Tr. quintofrontalis Edingers 1908), deren Mehrzahl jedoch den accessorischen VI-Kern, in das Halsmark absteigt und dort mit dem Halsstellreflexe auslösenden

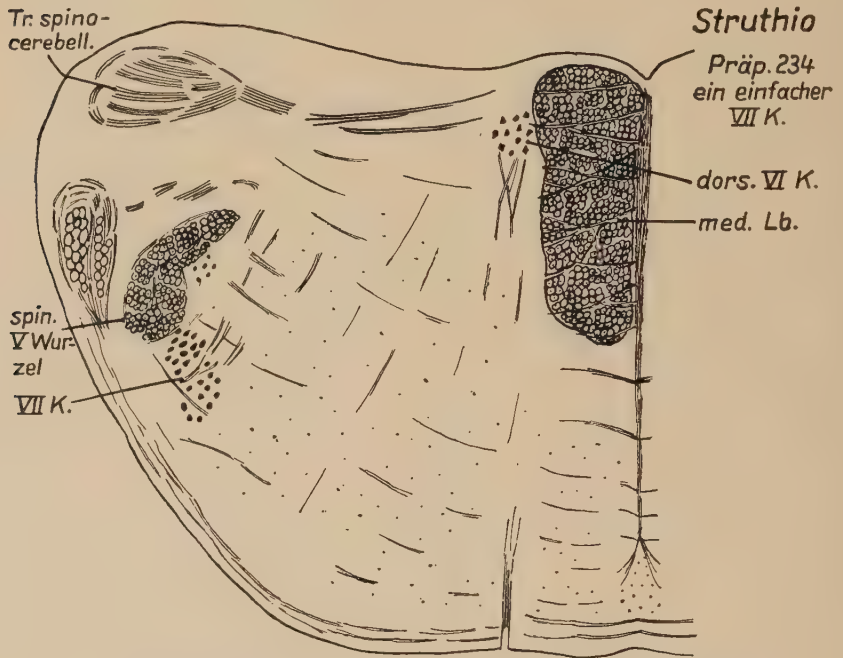


Abb. 13. Oblongataquerschnitt von *Struthio* in der Höhe der motorischen VII-Wurzel. Läßt einen einzigen motorischen VII-Kern erkennen. Vergr. 20fach. Original

spinalen motorischen Zentren in Verbindung tritt. Bei *Ciconiiformes* und *Lamellirostres* besitzen diese Reflexbogen besondere Bedeutung und die spinale V-Wurzel erfreut sich bei diesen Arten besonders kräftiger Ausbildung.

Der accessorische VI-Kern empfängt, wie auch Terni (1924) annahm, aus der spinalen V-Wurzel sensorische Stimulationen und repräsentiert selbst den Muskel der Nickhaut, einen Muskel, dessen sensorisches Erregungsgebiet mit der Verzweigung des R. ophthalmicus übereinstimmt. Jene Zellen, welche die Motorik des genannten Muskels repräsentieren, verlagern sich unter neurobiotaktischem Einfluß und gelangen mit der spinalen V-

Wurzel in enge Beziehung. So konnten in vorliegender Arbeit bei *Anser* und *Cygnus* Faserverbindungen zwischen accessorischem VI-Kern und spinaler V-Wurzel, beziehungsweise die Orientierung der Dendriten der Zellen des accessorischen VI-Kernes in Richtung der spinalen V-Wurzel beobachtet werden. In der engen Verbindung zwischen spinaler V-Wurzel und ac-

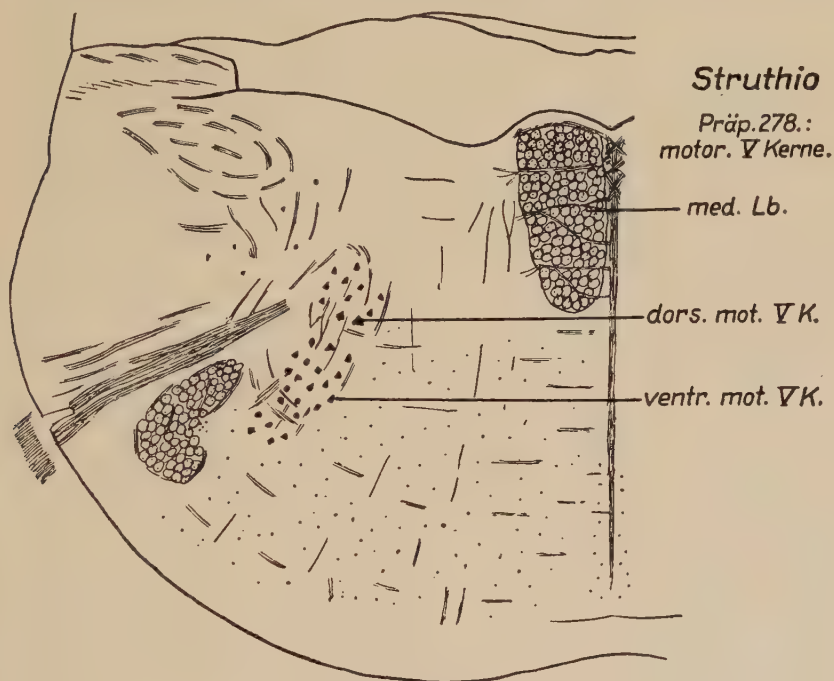


Abb. 14. Oblongataquerschnitt von *Struthio* in der Ebene der V-Wurzel. Zeigt einen dorsalen und einen ventralen motorischen V-Kern. Verg. 20fach. Original

cessorischem VI-Kern darf die anatomische Grundlage eines Trigemino-Abducensreflexes erblickt werden (Abb. 5).

Der Verlauf von Fasern des accessorischen VI-Kernes in Richtung des dorsalen VI-Kernes und der Anschluß an die Faserbündel desselben, konnte für *Androglossa* bewiesen werden.

Der Trochleariskern dehnt sich von allen Amk am weitesten dorsalwärts aus. Er erscheint einige Schnitte rostral des Vorderendes der motorischen V-Kerne. Die Faserbündel treten dorsolateralwärts, bei den untersuchten „Ratiten“ etwa in der Ebene des Caudalendes des IV-Kernes, bei „Carinaten“ rostral davon aus. Bei allen untersuchten Arten stehen III- und IV-Kern in

enger Verbindung. Das Rostralende des IV-Kernes wird auf zwei bis drei Schnitten von $25\ \mu$ Dicke ventrolateral von Zellen des III-Kernes überlappt. Mesdag (1906) wies an Hühnerembryonen nach, daß sich der IV-Kern aus einer caudalen, vom III-Kern deutlich getrennten Lage, im Laufe der ontogenetischen Entwicklung rostralwärts verlagert, um etwa am neunten Bebrütungstag mit dem III-Kern in Kontakt zu treten. Die enge Beziehung zwischen III- und IV-Kern deutet auf ihre enge funktionelle Verwandtschaft hin und läßt die Annahme, daß beide Kerne unter ähnlichen sensorischen Einflüssen stehen, zu.

Der Okulomotoriuskern gestattet bei Vögeln in der Regel vier längserstreckte Zellgruppen zu unterscheiden. In einfacherer Form fand Jelgersma (1897) eine ähnliche Gliederung des III-Kernes bei *Alligator*. Gegenüber der Ausbildung des III-Kernes bei Säugern unterscheidet sich die der Vögel, durch bedeutendere Größe und wesentlich schärfere Gliederung.

Nach Kappers, Huber und Crosby (1936) läßt der III-Kern

- a) eine ventrolaterale,
- b) eine dorsomediale,
- c) eine dorsolaterale Kerngruppe und
- d) einen Nu. accessorius III unterscheiden.

Letzterer ist mit dem von Brandis (1893—95) beschriebenen Edinger-Westphalschen Kern identisch. Dieser besitzt kleine Zellen und erstreckt sich etwa bis zum Caudalbeginn des rostralsten Drittels der anderen III-Kerngruppen. Austretende Fasern weisen eindeutig auf den Wurzelcharakter des Edinger-Westphalschen Kernes hin. Diese Eigenschaften sprechen für die Übereinstimmung des Edinger-Westphalschen Kernes der Vögel mit dem gleichnamigen Zentrum der Säugetiere, welches den parasympathischen Anteil des N. III repräsentiert. Die Fasern der III-Wurzel verlaufen ventrolateralwärts, die III-Faserplatte ist rostral gestellt.

Bei *Androglossa* besitzt der accessorische VI-Kern bedeutende Caudalausdehnung. Der III-Kern läßt vier Zellgruppen unterscheiden.

Die bisher untersuchten Arten der *Passeres* zeigen bedeutende Ausprägung der Amk. Der Edinger-Westphalsche Kern weist bei *Fringilla* erhebliche Rostralausdehnung auf. Er ist gleich

den anderen III-Kerngruppen im Rostralteil des Kernes deutlich abgrenzbar (Abb. 3).

Die vorderen Amk zeigen bei *Phalacrocorax* gegenüber dem VI-Kern geringe Ausbildung. Der Edinger-Westphalsche Kern ist deutlich, drei weitere Zellgruppen weniger scharf abgegrenzt, nachweisbar.

Buteo zeigt außerordentlich gute Differenzierung der Amk. Der dorsale VI-Kern fällt durch besonders dichte Lagerung seiner Zellen auf.

Bei *Bubo* sind die vorderen Amk klein und wenig differenziert.

Bei *Anser* weist der dorsale VI-Kern erhebliche Sagittalausdehnung auf. Der accessorische VI-Kern steht mit der spinalen V-Wurzel in Faserverbindung. Die vorderen Amk sind deutlich, jedoch nicht sehr stark ausgebildet.

Die Dendriten der Zellen des accessorischen VI-Kernes sind bei *Cygnus* in Richtung der spinalen V-Wurzel orientiert. Der Rostralteil des III-Kernes läßt deutlicher als bei *Anser* vier Zellgruppen unterscheiden.

Bei *Struthio* überragt der dorsale VI-Kern den VII-Kern nur wenig caudalwärts. Die Amk erscheinen wohl ausgebildet, ihre Zellen sind mit Ausnahme jener des III-Kernes locker angeordnet. Im Rostralteil des III-Kernes ist der Edinger-Westphalsche Kern deutlich abgrenzbar.

Für *Dromaeius* ist eine bedeutende Caudalausdehnung des dorsalen VI-Kernes kennzeichnend. Die Größe der vorderen Amk ist gegenüber *Struthio* geringer.

III. Deutung der Lage der motorischen Hirnnervenkerne auf Grund der Theorie der Neurobiotaxis

Zahlreiche Lagebeziehungen der motorischen Hirnnervenkerne finden ihre Klärung auf Grund der Theorie der Neurobiotaxis. Nach Bok (1915) sind die motorischen Oblongatakerne bei *Gallus* am dritten Bebrütungstag erstmals als einheitliche dorsale Zellsäule nachweisbar. Die Ventralverlagerung der vorderen viszeromotorischen Kerne sowie einzelner Zellgruppen aus der hvK, kann als Ausdruck der Stimulationswirkung sensorischer Zentren gewertet werden. So behalten die Augenmuskelkerne ihre natürliche Dorsomediallage, unmittelbar lateral des med. Lb. bei. Der accessorische VI-Kern hingegen, der den Muskel der Nickhaut

repräsentiert, verlagert sich in der Ontogenese (Bok 1915) ventralwärts und tritt mit seinem sensorischen Stimulationsgebiet, der spinalen V-Wurzel in Verbindung.

Die typische Rostrallage der VII-Kerne der Vögel wird durch die geringe Ausbildung des sensorischen IX-Zweiges und den Einfluß der sensorischen V-Zentren verständlich. Die Zusammenarbeit des Trigemini und Facialis bei der Schnabelbewegung drückt sich in der engen Verbindung, beziehungsweise Vereinigung der entsprechenden motorischen Hirnnervenzentren, die offenbar unter ähnlichen sensorischen Stimulationen stehen, aus. Auf die Rückbildung des sensorischen IX-Zentrums der Vögel kann nach den Ergebnissen vorliegender Arbeit die Dorsallage der Mehrzahl der motorischen IX-Zellen (im Verbande der hvK) und die relativ geringe Rostralausdehnung des ventralen XII-Kernes zurückgeführt werden.

Besonders deutlich treten diese Gesetzmäßigkeiten bei der Bildung des Nu. intermed. hervor, der ontogenetisch durch Verlagerung von X- und XII-Zellen und Vereinigung derselben entsteht. Als Bedeutung dieser Bildung wurde die Koordination der Larynx- und Syrinxfunktionen, bei *Psittaci* auch die der Zungenmuskulatur erkannt.

IV. Systematische Auswertung

Die Vielfalt der artspezifischen nervösen Differenzierungen bei „Carinaten“ kann weitgehend unter funktionellen Gesichtspunkten verstanden werden. Über die Mannigfalt der Einzelausbildungen der Oblongatazentren hinaus, kann ein allen „Carinaten“ gemeinsamer und für diese kennzeichnender Grundbauplan der Medulla oblongata nachgewiesen werden. Die Lage und Ausprägung des Nu. intermed., der motorischen IX-Zentren, der Amk und besonders der motorischen VII-Kerne weisen bei allen „Carinaten“ gemeinsame, charakteristische Lageeigentümlichkeiten auf. Eine Entwicklungslinie des Oblongatabaues konnte an den untersuchten Arten nicht erwiesen werden.

Phalacrocorax und *Larus* zeigen konvergente Ausprägung der hvK, in welcher sich Ähnlichkeiten der Lebensweise, wie die beiden Arten gemeinsame gute Ausbildung des Drüsenmagens und die Dehnbarkeit des Ösophagus aussprechen dürften.

Buteo und *Bubo* lassen eine Ähnlichkeit der Differenzierung der hvK erkennen, in welcher sich durch den „Raubvogel-

charakter“ bedingte Analogien der Lebensweise spiegeln dürften. Beide Arten zeigen bedeutende Ausbildung des Drüsenmagens und geringere motorische Aufgaben des Darmkanals. Während die Gesamtlänge der vorderen Amk bei *Bubo* etwa $\frac{1}{18}$ der Oblongatalänge beträgt, macht sie bei *Buteo* ungefähr $\frac{1}{8}$ der gesamten Oblongatalänge aus. Die vorderen Amk von *Buteo* nähern sich dem dorsalen VI-Kern und bilden mit diesem nahezu eine zusammenhängende Zellsäule.

Enge natürliche Verwandtschaft ist gemäß des weitgehend übereinstimmenden Oblongatabauplanes für *Anser* und *Cygnus* anzunehmen. Erwähnenswerte Abweichungen voneinander zeigen nur die vorderen viszeromotorischen Kerne.

Erhebliche Unterschiede des Oblongatabaus weisen *Ardea* und *Phoenicopterus* auf, die zum Teil unter funktionellen Gesichtspunkten verständlich sind, andererseits in Übereinstimmung mit der systematischen Auffassung stehen, welche die Flamingos von den *Ciconiiformes* trennt.

Bei „Ratiten“ zeigt der Oblongatabau mit den Verhältnissen von Reptilien, namentlich Cheloniern und Crocodiliern übereinstimmende Merkmale, welche für eine schärfere Trennung dieser von den „Carinaten“ sprechen. Für „Ratiten“ kennzeichnend erscheint die dorsale Lage der V- und VII-Zentren, der Austritt ihrer Faserwurzeln in einer weit rostral gelegenen Ebene sowie die Anwesenheit eines einzigen, ungeteilten motorischen VII-Kernes. Innerhalb dieses Rahmens lassen jedoch die bisher untersuchten Ratitenformen große Artunterschiede des Oblongatabaus erkennen, die gegen die Annahme enger Verwandtschaft dieser Arten untereinander sprechen.

V. Ergebnisse der Arbeit

Die Untersuchung und der Vergleich der motorischen Hirnnervenkerne einer Anzahl von Vogelarten, vornehmlich in Hinblick auf ihre physiologische Bedeutung erbrachte folgende Ergebnisse:

1. Der ventrale XII-Kern stellt eine Rostralverlängerung der ventralen motorischen Kernsäule des Rückenmarks dar. Er allein entspricht dem XII-Kern der Reptilien.
2. Der Nucleus intermedius repräsentiert eine für Vögel kennzeichnende Sonderdifferenzierung, die als zentralnervöser

Ausdruck der Koordination von Syrinx- und Larynxfunktion aufzufassen ist. Die Ausbildung des XII-Teiles dieses Kernes steht mit der Entwicklung der Syrinxmuskulatur in Übereinstimmung.

3. Die außerordentliche Differenzierung des Nucleus intermedius bei *Psittaci* steht in Zusammenhang mit der reich entfalteten Zungenmuskulatur dieser Arten, welche die Grundlage für deren bedeutende Artikulationsfähigkeit bildet.
4. Der Rostralteil der hvK nimmt bei allen Vogelarten eine wechselnde Anzahl motorischer IX-Zellen auf.
5. Nur der ventrale IX-Kern der Vögel entspricht den motorischen IX-Kernen anderer Wirbeltierklassen.
6. Die Gesamtgröße der hvK steht in Beziehung zur Ausprägung des Verdauungstraktes, besonders der motorischen Leistungen desselben.
7. Bei „Ratiten“ liegen die VII-Kerne in der Einzahl in der Ebene ihrer Faserwurzeln, bei „Carinaten“ in zwei Zwei- bis Dreizahl meist rostral dieser Ebene.
8. Die motorischen V-Kerne erfahren bei körnerfressenden Vögeln bessere Ausbildung als bei Weichfressern.
9. Die Differenzierung der Augenmuskelkerne steht in Beziehung zur Ausbildung der Augen, beziehungsweise Augenmuskulatur.
10. In der engen Verbindung von accessorischem VI-Kern und spinaler V-Wurzel kann die Grundlage eines Trigemino-Abducensreflexes erblickt werden.
11. Für alle „Carinaten“ konnte ein übereinstimmender Grundbauplan der Oblongata erwiesen werden.
12. Der Oblongatabau der bisher untersuchten „Ratiten“ läßt gegenüber „Carinaten“ charakteristische Unterschiede erkennen. Er ist in mehrfacher Hinsicht jenem von Reptilien ähnlicher. Die Oblongataverhältnisse der bisher studierten „Ratiten“ zeigen untereinander nur geringe Übereinstimmung.
13. Zahlreiche Lageeigentümlichkeiten der motorischen Hirnnervenkerne der Vögel finden ihre Deutung auf Grund der Theorie der Neurobiotaxis.

Zusammenfassung

Die vorliegende, vergleichende histologische Bearbeitung der motorischen Hirnnervenkerne einiger Vogelarten, vornehmlich im Hinblick auf ihre physiologische Bedeutung, umreißt einen für Vögel kennzeichnenden Oblongatabauplan und zeigt enge Beziehungen der Ausbildungsart der motorischen Hirnnervenzentren mit bekannten, durch diese Kerngebiete repräsentierten Verhaltensweisen auf.

Резюме

Настоящее сравнивающее гистологическое исследование ядер моторических нервов мозга, в особенности их значение в отношении физиологии, у некоторых видов птиц, охватывает характерную для птиц структуру облонгата и доказывает при этом тесную связь с развитием центра моторических нервов мозга и их характерными признаками отношения этих ядерных пределов.

Résumé

La présente discussion histologique comparative des noyaux des nerfs crâniens moteurs de quelques espèces d'oiseaux, tout particulièrement en ce qui concerne leur importance physiologique, trace un plan de construction de la moelle allongée tel qu'il est caractéristique pour les oiseaux, et montre des relations étroites entre le type de formation des centres nerveux moteurs du cerveau et des comportements connus représentés par ces régions nucléaires.

Summary

From a comparative-histological point of view, this study on the nuclei of motor cranial nerves of some species of birds, in special regard to their physiological importance, outlines an oblongata structure that is characteristic of birds, and reveals close relations between the type of development of motor cranial nerve centres and well known types of behaviour represented by these nuclear regions.

VI. Schrifttum

Addens, J. L.: The motor nuclei and roots of the cranial and first spinal nerves of vertebrates. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* 101 (1933). — Ariens Kappers, C. U.: *Phylogenet. Verlagerung der motor. Oblongatakerne, ihre Ursache u. Bedeutung.* *Fol. neurobiol.* 1 (1908). — Ders.: Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VII. Die phylogenet.

Entwicklung der motor. Wurzelkerne in Oblongata u. Mittelhirn. *Fol. neurobiol.* **6** (1912) Sommerergänzungsheft. — Ders.: *Vergl. Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere u. des Menschen*. Haarlem 1921. — Ariens Kappers, C. U., Huber, C., Crosby, E. C.: *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man*. The Macmillan Comp., New York 1936. — Bath, W.: *Die Geschmacksorgane der Vögel u. Krokodile*. *Arch. Biontolog.* **1** (1906). — Beccari, N.: *Studio comparativi sulla struttura del rhombencephalo*. *Arch. ital. Anat.* **19** (1922). — Black, D.: *The motor nuclei of the cranial nerves in the phylogeny. A study of phenomena of neurobiotaxis IV*. *Aves. J. Comp. Neur.* **34** (1922). — Bok, F.: *Entwicklung d. Hirnnerven u. ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation*. *Fol. neurobiol.* **9** (1915). — Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch: *Vergl. Anat. Bd. II* (1934). — Boyce, R., Warrington, W. B.: *Observation on the anatomy, physiology and degeneration of the nervous system of the bird*. *Trans. Roy. Soc. London* **191** (1898). — Brandis: *Untersuchungen über das Gehirn der Vögel*. *Arch. mikr. Anat.* **41—44** (1893/95). — Bumm, A.: *Das Großhirn der Vögel*. *Z. f. wiss. Zool.* **38** (1893). — Conrad, R.: *Unters. über den unteren Kehlkopf der Vögel*. *Z. Zool.* **114** (1915). — Craigie, E. H.: *Studies on the brain of the kiwi (Apteryx australis)*. *J. comp. Neur.* **49** (1929). — Ders.: *The cell structure of the cerebral hemisphere of the Humming bird*. *J. comp. Neur.* **56** (1932). — Ders.: *Notes on the cytoarchitectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemisphere in a series of the reptiles and birds*. *Trans. Roy. Soc. Can.* **30**, 3rd. Ser., Sec. V. (1936). — Dennler, G.: *Zur Morphologie der Vögel. Der Sagittalwulst*. *Fol. Neurobiol.* **12** (1922) Nr. 2. — Durward, A.: *Some observation on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common Sparrow (Passer domest.)*. *J. Anat.* **68** (1934). — Eninger, L.: *Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen u. der Tiere*. 7. Aufl. Leipzig. 1908. — Eninger, L., Wallenberg, A., Holmes, G.: *Unters. über das Vorderhirn der Vögel*. *Abh. d. senckenbergischen naturforsch. Ges.* **20** (1903). — Fritz, Walter: *Vgl. Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirns*. *Rev. suisse Zool.* **56** (1949). — Gadow, H., *Aves. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches*, Bd. 6 Abt. 4. Leipzig 1891/93. — Holzapfel, M.: *Analyse des Sperrens u. Pickens in der Entwicklung des Stars*. *J. Orn.* **87** (1939). — Huber, G. C. und Crosby, E. C.: *The nuklei and fiber paths of the avian diencephalon, with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centres and connections*. *J. comp. Neur.* **48**. (1929). — Johnstone, J. B.: *Further contributions to the study of the evolution of the forebrain. I bis IV* *Jour. Comp. Neur.* **35** (1923); *V Jour. Comp. Neur.* **36** (1923). — Kalischer, O.: *Über Großhirnnextirpationen bei Papageien*. *S.ber. k. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin Bd. 2* 1900. — Ders.: *Weitere Mitteilungen über Großhirnlokalisationen bei den Vögeln*. *S.ber. preuß. Akad. Wiss.* **1** (1901). — Ders.: *Das Großhirn der Papageien in anat. u. physiolog. Betrachtung*. *Abh. preuß. Akad. Wiss., Anhang, Abhdlg.* **4** (1905). — Ko-

saka, K. und Hiraiwa, K.: Über Facialiskerne des Huhnes. *Jb. Psychiatr. Neur.* **25** (1908). — Kosaka, K. und Yagita, K.: *Experim. Unters. über die Ursprünge des N. Hypoglossus u. seines absteigenden Astes.* *Jb. Psychiatr. Neur.* **24** (1903). — Krause, R.: *Mikroskop. Anat. d. Wirbeltiere.* Berlin-Leipzig 1921. — Kuhlenbeck, H.: *Über Homologien der Zellmassen im Hemisphärenhirn der Wirbeltiere.* *Fol. anat. jap.* **2** (1924). — Mesdag: *Bijdrage tot de ontwikkelingsgeschiedenes van de structuur der hersenen bij het kipembryo.* Dissertat. Amsterdam. *Zit. nach Kappers u. Bok.* (1906). — Möllendorf: *Hdb. der mikroskop. Anat. des Menschen* **4** (1928) Springer, Berlin. — Mudge, G. P.: *On the myologie of the tongue of parrots, with a classification of the order based upon the structure of the tongue.* *Trans. Zool. Soc. London* **16** (1901). — Münzer, L. und Wiener, M.: *Beiträge zur Anat. u. Phys. d. Zentralnervensystems der Taube.* *M Schr. Psychiatr. Neur.* **3** (1898). — Muskens, L.: *The tracts and centers of pigeon dominating the associated movements of the eyes (and other movable parts) in the sense of lateral deviation in the horizontale and of rotation in the frontal plane.* *J. Comp. Neur.* **48** (1929). — Ders.: *On tracts and centers involved the upward and downward associated movements of the eyes after experiments in birds.* *J. Comp. Neur.* **50** (1930). — Portmann, A. und Sutter, E.: *Über die postembryonale Entwicklung d. Gehirns bei Vögeln.* *Rev. suisse Zool.* **47** (1940). — Rogers, F.: *A note on the excitable areas of the cerebral hemispheres of the pigeon.* *J. Comp. Neur.* **35** (1922). — Rogers, F.: *An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behavior.* *J. Comp. Neur.* **35** (1922). — Romeis, B.: *Taschenbuch der mikroskop. Technik.* München-Berlin 1932. — Rose, M.: *Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirnes der Vögel.* *J. Psychol. Neur.* **21** (1914). — Sanders, E. B.: *A consideration of certain bulbar, midbrain and cerebellar centers and fiber tracts in birds.* *J. Comp. Neur.* **49** (1929). — Schifferli, A.: *Über Markscheidenbildung in Gehirn von Huhn und Star.* *Rev. suisse Zool.* **55** (1948). — Sinn, R.: *Beiträge zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel.* *M Schr. Psychiatr. Neur.* **33** (1913). — Smith, E.: *Preliminary note on the morphology of the corpus striatum and the origin of the hypopallium.* *J. Anat.* **53** (1919). — Terni: *Il ganglio thoracico e la porzione cervicale del vago negli Uccelli.* *Arch. ital. Anat. Embryolog.* **21** (1924) Florenz. — Vermeulen, H. A.: *Notes on the size of the dors. motor nucleus of the X nerve in regard of the development of the stomach.* *Proc., kon. Acad. v. Wetenschap. Amsterdam* 1913. — Held, H.: *Entwicklung des Nervengewebes.* Leipzig 1909. — Niethammer, E.: *Hb. der Deutschen Vogelkunde.* Akad. Verlagsges. Leipzig 1937, 1938, 1942. — Peterfi, T. und Olivo, O.: *Ricerche die Mikrodisezione su cellule somatiche coltivate "in vitro".* Sonderdruck: *Arch. exp. Zellforsch.* (1928). — Stresemann: *Aves.* In *Kückenthal: Hdb. Zool.* (1927—1934). — Versluys, J.: *Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel u. Dinosaurier.* *Zool. Jb., Abt. f. Anat. u. Ontolog. der Tiere* **30** (1910) Heft 2

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Heidelberg
(Direktor: Professor Dr. H. Hoepke)*

Über den Torus Mandibularis der Nagetiere

Von

Helmut Pfeifer

Mit 8 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 7. 9. 1953)

Bei den Nagetieren zeigen die Unterkiefer mancher Arten ein Merkmal, das bald stark, bald nur schwach ausgeprägt ist, oft aber auch vollständig fehlt:

Den torus mandibularis.

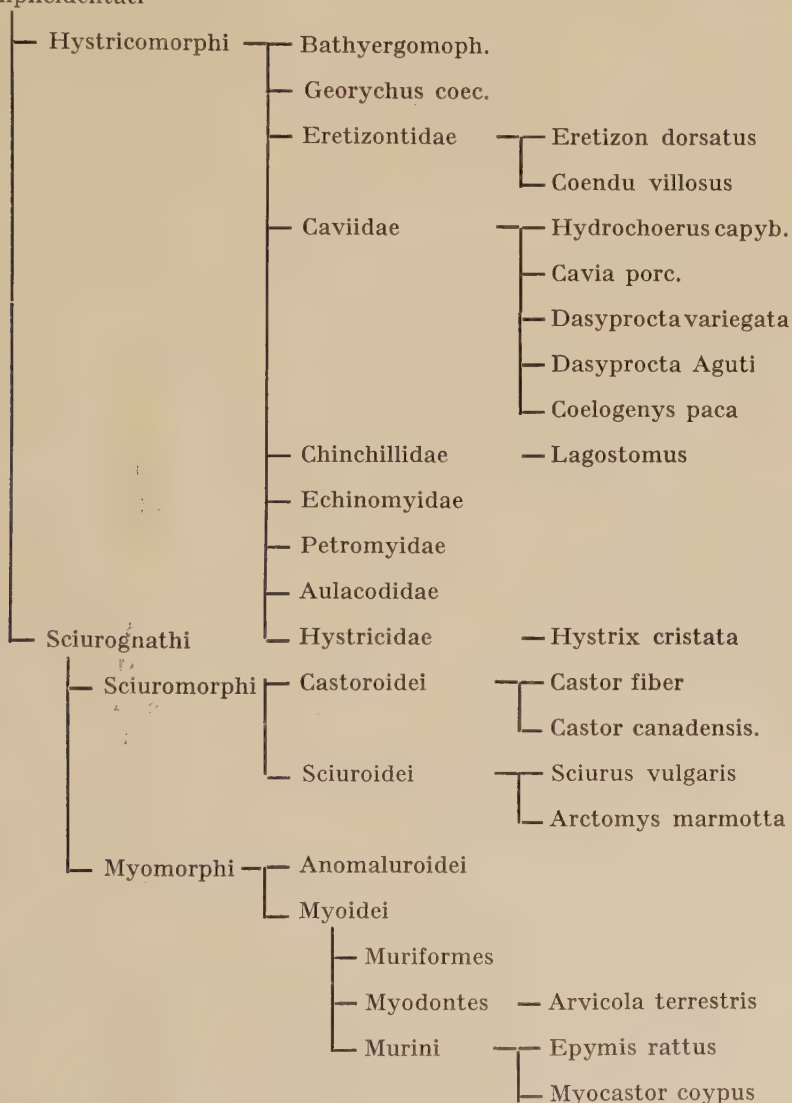
Der Name stammt aus Martins Lehrbuch der Anthropologie und wird dort für eine ähnliche Bildung beim Menschen gebraucht. Martin beschreibt am Unterkiefer, etwa in Höhe der linea mylohyoidea, eine Vorwölbung, die in viel stärkerem Maße bei den Nagern zu finden ist und auf der die meist nach innen geneigte Seitenzahnreihe steht. Der Name torus spiegelt nicht ganz glücklich die Verhältnisse wider, denn es handelt sich nicht um einen Wulst, eher um einen Kamm.

Es soll in dieser Arbeit herausgefunden werden, worauf die verschieden starke Ausbildung des torus mandibularis zurückzuführen ist.

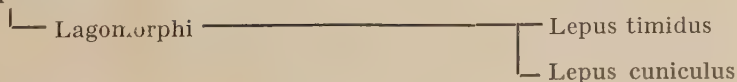
Es wird zu entscheiden sein, ob dieses Merkmal abhängig ist von einem verstärkten Breitenwachstum des Gehirns, das über die sich dadurch entfernenden Gelenkfortsätze eine Wirkung auf den Unterkiefer ausübt oder ob die Stellung der beiden Unterkieferhälften, ihre Beweglichkeit, die Länge der Symphyse oder sonst irgendwelche Merkmale des Gesichtsschädels die verschieden starke Ausprägung des torus mandibularis bedingen.

Es wurden aus der formenreichen Ordnung „Rodentia“ 23 Vertreter 18 verschiedener Arten untersucht. Die Verwandtschaft der einzelnen Arten ist aus dem nach Tullberg wiedergegebenen Stammbaum ersichtlich.

Simplicidentati



Duplicidentati



Der Formenreichtum und die weite Verbreitung der Nagetiere erschwerten die Einordnung der einzelnen Arten in ein System und die Klärung der Abstammung. Bereits Schlosser (zitiert nach Weber) bemühte sich darum, aber erst Winge (zitiert nach Weber) und Tullberg gelang es, eine noch heute befriedigende Einteilung zu finden.

Auch die Abstammung erfuhr durch die Arbeiten besonders von O. Abel, Weber, Tullberg und Winge eine Klärung, nachdem Fleischmann seine Hypothese, daß Nager und Beuteltiere gemeinsamer Abkunft seien, revidierte.

Daß die Nagetiere sich schon recht früh differenzierten, wird von den oben angeführten Autoren unter anderem damit begründet, daß diese Ordnung fast gleichmäßig über 4 von 5 Erdteilen verbreitet ist, daß sie sich in ihrer eigenartigen Form weiter entwickelte und auch schon sehr früh die Trennung in die beiden Unterarten der Doppelbezahnten und der Einfachbezahnten erfolgte.

Die beiden Unterarten tragen ihre Namen aus folgendem Grund: Wenn hinter den großen Nagezähnen des Oberkiefers noch ein Paar kleiner Zähnnchen steht, das ähnlich wie die *Tubercula palatinalia* anderer Zähne den unteren Schneidezähnen als Widerlager dient, spricht man von Duplicidentaten. Daneben zeichnet sich diese Unterordnung noch dadurch aus, daß hier der Abstand der Seitenzahnreihen (Prämolaren und Molaren) im Oberkiefer größer ist als im Unterkiefer.

Die Simplicidentaten tragen, wie der Name sagt, im Oberkiefer nur ein Paar Schneidezähne; außerdem ist hier der Zahnreihenabstand im Oberkiefer kleiner als im Unterkiefer.

Diese Unterart, die im Gegensatz zu den Duplicidentaten viele Gattungen und Familien einschließt, wurde von Tullberg wiederum in zwei Klassen eingeteilt. Das Unterscheidungsmerkmal ist der Unterkiefer. Tullberg spricht von einem hystricognathen und einem sciurognathen Typ (Abb. 1a und 1b). Jener verrät sich dadurch, daß in



Abb. 1a. Hystricognather Typ



Abb. 1b. Sciurognather Typ

der Aufsicht der waagerechte und der aufsteigende Unterkieferast gerade hinter- bzw. untereinander liegen, während bei dem sciurognathen Typ der untere Rand des waagerechten Astes deutlich nach innen vorspringt. Auch die Funktion dieser beiden Kiebertypen weicht wesentlich voneinander ab. Der hystricognathe Unterkiefer kann, weil die beiden Hälften starr miteinander durch eine lange Symphyse verbunden sind, Schlittenbewegungen in der Richtung der Oberkieferzahnreihe ausführen und auf diese Art die Nahrung zerreiben.

Beim sciurognathen Typ sind beide Hälften beweglich und können durch die Masseter-Pterygoideus-Schlinge gegeneinander gekippt

werden. Tullberg, nach dem diese Art der Bewegung als „Herausbrechen des Unterkiefers“ bezeichnet wird, nennt diese Art der Nahrungsaufbereitung Kauen. Daß durch diese Beweglichkeit auch die unteren Schneidezähne erweiterte Funktionen übernehmen, konnte Th. Krumbach aus seinen Beobachtungen am Eichhörnchen beweisen.

Die bei der Untersuchung der einzelnen Schädel auffallenden Merkmale wurden, soweit ihre Bedeutung nicht vollkommen unklar ist, im folgenden Teil der Arbeit beschrieben.

Eretizon dorsatus

Wir finden einen gewölbten, hohen Schädel mit gut ausgeprägten Augenhöhlen und großen bullae osseae. Kräftige Wülste am os occipitale verraten, daß hier eine starke Nackenmuskulatur ansetzt. Beim Kaugeschäft dürfte der m. pterygoideus mit dem m. masseter die Hauptarbeit leisten, denn wir finden hier ein weites foramen infraorbitale, das einem kräftigen masseter genug Ansatzflächen bietet, ebenso wie eine durchbrochene fossa pterygoidea, die gemeinsam mit einer starken crista pterygoidea auf einen kräftigen m. pterygoideus schließen läßt. Der proc. angularis des Unterkiefers reicht weit nach rückwärts und stellt dadurch die äußere Portion des m. masseter in eine für die Reibebewegung günstige, fast horizontale Lage ein.

Die Seitenzähne tragen Wurzeln, haben aber ein abgeschliffenes, reiches Relief an Schmelzfalten. Im Oberkiefer stehen die Zahnachsen nach außen, im Unterkiefer nach innen, auf einem breiten torus mandibularis angeordnet.

Die Kaubewegung besteht in einem Gerade-nach-vorn-schieben des Unterkiefers, wodurch die Nahrung zerrieben wird. Das Vorhandensein von Wurzeln hängt nach Tullberg von einer geringeren Abnutzung der Zähne ab.

Coendu villosus

Auch hier handelt es sich wieder um ein Baumstachteltier. Der Schädel ist kleiner als bei *Eretizon*, aber sonst sehr ähnlich.

Das Kaugeschäft wird durch die Tätigkeit der mm. masseter und pterygoideus bestimmt, was aus der kräftigen Ausbildung der fossa und crista pterygoidea und der Ansatzflächen des m. masseter geschlossen werden kann. Der torus mandibularis ist hier nicht ganz so deutlich ausgebildet. Die Seitenzähne — und darin besteht vielleicht die größte Abweichung — sind hier

so angeordnet, daß die Kaufläche von M 3 stärker nach innen geneigt ist als die von P 1. Man kann hier von einer helicoiden Anordnung (Ackermann) sprechen, wie sie auch beim Menschen in stark abradierten Gebissen zu finden ist.

Die Kaubewegung besteht auch hier in einer Schlittenbewegung, die unter kräftigem Druck (m. temporalis) durchgeführt wird.

Hydrochoerus capybara (Abb. 2 und 3)

Der Schädel dieses an Flußufern und Seen lebenden Wasserschweines ist flach. Die kleinen Augenhöhlen und bullae ossae verraten, daß die Sinnesorgane nicht sehr hoch entwickelt sind. Das weite for. infraorbitale, der nach hinten ausladende proc. an-



Abb. 2. *Hydrochoerus capybara*. Weit ausladender proc. angularis

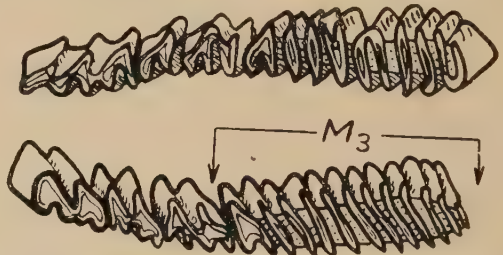


Abb. 3. *Hydrochoerus capybara*. Extrem verlängerter M 3

gularis, die kräftige crista masseterica und pterygoidea, sowie die tief ausgehöhlte fossa pterygoidea, deren Durchbruch sich nur die nach hinten verlängerte Alveole des M 3 in den Weg stellte, lassen den Schluß zu, daß hier eine extrem weit ausladende Schlittenbewegung ohne allzu starken Druck (kleiner proc. muscularis, schwach ausgeprägte Supraorbitalleisten) stattfindet. Die Seitenzähne, die auf einem mäßig breiten torus mandibularis nach innen vorgebaut sind, imponieren hier besonders dadurch, daß M 3 länger ist, als alle anderen Seitenzähne zusammen genommen. Die Zahnreihen konvergieren stark nach vorn.

Nach Brehm und Tullberg ist die enorme Vergrößerung des M 3 angepaßt an die Notwendigkeit, eine stark sandhaltige Diät mit weit ausladenden, schlittenartigen Bewegungen zerkleinern zu müssen.

Cavia porcellus

Das Meerschweinchen lebt nicht nur bei uns als Haustier, sondern auch in seiner südamerikanischen Heimat. Daher liegt we-

nigstens die Möglichkeit nahe, gewisse Abweichungen (Hirnvolumen) als Folge der Domestikation aufzufassen.

Im Schädelbau ähnelt es seinen Verwandten. Die Ansatzflächen des m. temporalis gestatten den Schluß, daß neben der immer noch sehr starken Ausprägung der masseter-pterygoideus-Schlinge auch der m. temporalis Bedeutung erlangt. Dem größeren Druck beim Kauen bzw. Reiben entspricht auch die nach vorn abfallende Zahnreihe. Das nach unten fallende os zygomaticum läßt den gleichen Schluß zu.

Die Zähne sind abgeschliffen und haben keine Wurzeln. Die Zahnreihen konvergieren stark nach vorn.

Dasyprocta variegata

Der Schädel ist gewölbt, die Scheitelbeine sind kugelig. Das stark entwickelte os zygomaticum reicht bis unter den M³. Das große foramen infraorbitale bietet dem m. masseter gute Ansatzflächen, die durchbrochene fossa pterygoidea dem m. pterygoideus. Daneben zeigt aber die starke Ausbildung des proc. muscularis und der crista temporalis, daß auch die Funktion des m. temporalis von Bedeutung ist. Der angulus posterior ist hier von allen anderen Nagetieren am weitesten nach hinten gestreckt.

Die Zahnreihen mit ihren abgeschliffenen, bewurzelten Zähnen stehen parallel. Die Zahnachsen neigen sich, je weiter rückwärts sie liegen, immer mehr nach innen. Nach Fabian liegt der Grund in einer Vergrößerung sowohl des Kaudruckes als auch der scheuerenden Komponente bei Annäherung an den Drehpunkt des Systems (Gelenk). Auch hier dürfte wohl die hauptsächliche Kaubewegung in einer Verschiebung nach vorn einwärts bestehen, die aber nicht sehr weit ausläßt.

Dasyprocta aguti

Der gewölbte Schädel und andere Merkmale lassen die nahe Verwandtschaft dieser beiden Arten erkennen. Es fällt hier nur noch mehr die Betonung der Temporalisansätze und -ursprünge auf. Die oberen Schneidezähne stehen bei diesem Exemplar schräg nach hinten unten. Die aus diesem Schädelbau gezogenen Schlüsse hinsichtlich der Kauart lassen keinen Unterschied gegenüber der vorher besprochenen Art erkennen.

Coelogenys paca (Abb. 4)

Der Schädel ist im ganzen wenig gewölbt. Vor allem fällt hier die mächtige Verbreiterung und Auswölbung der ossa zygomatica auf, die — außen rauh — das foramen infraorbitale zu einem Kanal umbilden. Merkmale für eine kräftige Ausbildung der masseter-pterygoideus-Schlinge findet man in der tief durchbrochenen fossa pterygoidea und dem canalis infraorbitalis. Am Unterkiefer ist der proc. muscularis und die crista temporalis gut entwickelt. Die Seitenzähne, die in parallelen Reihen vorn leicht ansteigen, haben abgeschliffene Kauflächen und Wurzeln. Die Alveolen des Unterkiefers sind auf einem torus mandibularis nach innen vorgebaut.

Die Unterkieferbewegungen werden infolge der fast horizontalen Anordnung des m. masseter aus einem Vorwärts-einwärts-gleiten bestehen, das aber durch den kräftigen m. temporalis unter erheblichem Druck steht. Die nach vorn ansteigende Zahnreihe ermöglicht ein längeres Wirksambleiben der Temporalis-spannung (Fabian).



Abb. 4. *Coelogenys paca*. Proc. zygomaticus extrem verbreitert



Abb. 5. *Lagostomus*. Gestreckter Schädelbau, kräftige Jochbögen

Lagostomus (Abb. 5)

Der Schädel dieses Buschbewohners ist ziemlich flach, die kräftigen Jochbögen, die durchbrochene fossa pterygoidea und Wülste am os occipitale verraten, daß die ansetzenden Muskeln kräftig sind. Am Unterkiefer sieht man unterhalb des proc. muscularis, der nur schwach ausgeprägt ist, eine rechteckige Aussparung im aufsteigenden Ast. Die Zahnreihen, die nach vorn konvergieren, stehen im Unterkiefer auf einem torus mandibularis. Am inneren unteren Rand desselben verläuft eine Knochenleiste, die der crista mylohyoidea des Menschen etwa entspricht. Die Kau-

bewegung wird auch hier wieder ein Reiben entlang der Oberkieferzähne nach vorn sein.

Hystrix cristata

Bei dem Schädel dieses großen Altweltstachlers fällt die hohe Form und die stark kugelige Ausbildung der Scheitelbeine auf. Der Jochbogen ist im Verhältnis zum Gesamtschädel sehr zierlich angelegt. Besonders auffallend ist hier die Größe des Epipharynx und der Muscheln. Man hat den Eindruck, daß durch die Ausbreitung des Geruchsorganes die oberen Schneidezähne nach vorn gerückt sind. Die unteren Schneidezähne nützen sich stark ab, denn ihre Alveolen erstrecken sich bis knapp unter den proc. articularis, der ebenso wie der proc. muscularis nur schwach ausgebildet ist und dadurch den Unterkiefer flach erscheinen läßt.

Die Zahnreihen mit ihren abgeschliffenen, wurzellosen Zähnen stehen parallel. Die starke Abnutzung der Zähne, gemeinsam mit den Merkmalen für eine starke masseter-pterygoideus-Funktion, lassen den Schluß zu, daß das Stachelschwein seine stark sand- und zellulosehaltige Nahrung zerreibt.

Epimys rattus

Der Schädel ist flach und ziemlich breit. Er unterscheidet sich von den oben besprochenen dadurch, daß das for. infraorbitale klein und nach unten spaltförmig verlängert ist. Der Jochbogen ist zierlich. Die Supraorbitalleisten, die starke crista temporalis und der hoch aufragende proc. muscularis unterstreichen die Bedeutung des m. temporalis für die Kaufunktion. Beim m. masseter findet man nicht mehr die horizontale Verlaufsrichtung wie bei den vorher besprochenen Tieren, dagegen ist die tiefe Portion dieses Muskels gemeinsam mit dem m. pterygoideus, der an einer nach innen vorspringenden Leiste ansetzt, in der Lage, den Unterkiefer zu kippen, ihn „herauszubrechen“.

Auch die Zähne bieten ein anderes Bild. Sie sind klein, haben Wurzeln und verraten keine starke Abnutzung. Die Zahnreihen verlaufen parallel und stehen im Unterkiefer auf einem nur angedeuteten torus mandibularis. Das Überwiegen der Temporalisfunktion erzeugt bei der Nahrungsaufbereitung das Bild des Hackens. Daneben wird durch das Herausbrechen noch eine Verschiebung in querer Richtung ausgelöst, was aus den Querfurchen in den Zähnen ohne weiteres abzuleiten ist. Dagegen wird der

Unterkiefer nicht nach vorn geschoben, wie das bei den meisten vorher besprochenen Tieren der Fall war.

Myocastor coypus (Abb. 6)

Gegenüber dem flachen Schädel fällt der mächtige Unterkiefer des als Pelztier begehrten Nagers auf. Die großen Nagezähne, die Supraorbitalleisten und die Ansatzstellen für eine kräftige Nackenmuskulatur verraten, daß dieses Tier mit seinen Schneidezähnen harte Arbeit leisten kann. Daß daneben das for. infraorbitale groß und die crista masseterica wie eine Konsole nach außen vorgebaut ist, spricht für die Möglichkeit, auch Reibebewegungen durchzuführen.

Der proc. articularis nimmt den proc. muscularis auf. Dadurch erscheint die Seitenzahnreihe nach vorn gerückt. Die abgeschliffenen, bewurzelten Seitenzähne stehen parallel auf dem Unterkiefer aus einem kleinen torus mandibularis.

Gerade an diesem Tier sieht man, wie stammesmäßig angelegte Formen sich unter dem Einfluß geänderter Funktionen wandeln.



Abb. 6. *Myocastor coypus*. Stark ausgeprägter proc. articularis, der den proc. muscularis assimilierte

Arvicola terrestris (Abb. 7)

Auch hier fällt gegenüber dem flachen Schädel der hoch gebaute Unterkiefer auf. Das Tier hat eine flache Stirn mit kleinen Supraorbitalleisten. Die kräftigen Jochbögen laufen nach vorn zusammen und begrenzen ein kleines, nach unten gezogenes for. infraorbitale. Der m. pterygoideus externus hat sich in der tief ausgehöhlten fossa pterygoidea eine gute Ursprungsfläche geschaffen und der Schluß, daß dieses Tier seine Nahrung durch eine Vorwärtsverschiebung des Unterkiefers aufbereitet, wird dadurch erhärtet. Auch die Zähne weisen in diese Richtung. Man findet bei der Gattung der Arvicoliden eine Verlängerung der

Kauflächen, allerdings nicht wie bei *Hydrochoerus capybara* durch eine Komplizierung des letzten Seitenzahnes, sondern durch eine Verbreiterung des ersten. Jedenfalls ist auch hier der Grundsatz, die Funktion rationell zu gestalten, zu erkennen. Die wurzellosen Zähne deuten auf eine starke Abnutzung. Sie stehen im Unterkiefer auf einem torus mandibularis.

Daß die Kaubewegungen, die im Vorschieben des Unterkiefers bestehen, in dieser Art für dieses Tier rationell sind, beweist der große Schaden, den oft nur ein einzelnes Paar dieses Höhlenbewohners der Ernte zufügen kann.

Abb. 7. *Arvicola terrestris*. Proc. articularis und proc. muscularis stark ausgeprägt



Arctomys marmotta

Der Schädel dieses für seinen langen Winterschlaf sprichwörtlich bekannten Alpenbewohners ist flach. Die großen Supraorbitalleisten und die Postorbitalprozesse fallen besonders ins Auge. Der kräftige Jochbogen begrenzt vorn ein kleines foramen infraorbitale. Am Unterkiefer verdeckt der gut entwickelte processus muscularis die Hälfte der Seitenzahnreihe. Der angulus posterior des processus angularis ist noch nach hinten gezogen. Eine kurze Symphyse verbindet beide Unterkieferhälften nicht sehr starr.

Die Zahnreihen, in denen die letzten Molaren nicht sehr kräftig ausgebildet sind, laufen im Ober- und Unterkiefer parallel. Durch ihre Höcker, die manchmal zu Querkämmen umgebildet werden und durch ihre Wurzeln verraten die Zähne, daß hier die Kieferbewegung in einem Hacken und einer Querbewegung ähnlich dem Mahlen besteht, bei der die Zähne wenig abgenutzt werden.

Sciurus vulgaris

Der Schädel dieses Tieres ist kugelig gewölbt. Die Orbitae, die sehr eng aneinander liegen, werden von kräftigen Supraorbitalleisten und Fortsätzen umsäumt. Ein kräftiger Jochbogen endet neben dem kleinen, nach unten ausgezogenen foramen infraorbitale. Die Seitenzahnreihen, in denen die ersten Molaren am

kräftigsten entwickelt sind, laufen parallel. Die Stellung der Zahnreihen zueinander ist fast isodont. Die Zähne des Unterkiefers stehen auf einem kleinen torus mandibularis. Die anderen Merkmale: Der nach innen vorspringende angulus anterior, der nach hinten ausgezogene angulus posterior sind hier so charakteristisch ausgebildet, daß Tullberg nach ihnen diesen Unterkiebertyp als sciurognath bezeichnete. Die Möglichkeit, die beiden Unterkieferhälften gegeneinander zu kippen um eine Achse, die durch die Gelenkgrube und die Spitzen der Schneidezähne geht, wird durch die Masseter- (angulus posterior)-Pterygoideus (angulus anterior)-Schlinge geschaffen und durch einen m. transversus mandibulae unterstützt. Dieser Muskel, den Winge nur bei wenigen Gattungen fand, zieht zwischen der Symphyse und dem angulus anterior von einer Unterkieferhälfte zur anderen.

Die Funktion, die dieser Form am ehesten entspricht, besteht in einem „Herausbrechen“ der beiden Kieferhälften, wodurch die Nahrung wie zwischen einer Schere zerschnitten wird. Daß durch diese Art der Beweglichkeit auch die Schneidezähne erweiterte Funktionen erhalten, wurde eingangs erwähnt.

Castor fiber (Abb. 8)

Der mächtige Schädel dieses fast ausgestorbenen Tieres zeigt durch die kräftige crista temporalis, die sich weit nach vorn erstreckt, daß die Funktion dieses Muskels hier im Vordergrund steht. Der Jochbogen ist hier besonders stark ausgebildet. Das foramen infraorbitale ist auch hier klein. Der Unterkiefer bietet mit seinem hoch aufragendem proc. muscularis dem m. temporalis eine gute Ansatzfläche. Die crista temporalis verläuft so steil nach abwärts, daß hinter ihr bei seitlicher Betrachtung die Hälfte der Seitenzahnreihe wie hinter einer Kulisse verschwindet. Der processus angularis hingegen ist hier kaum entwickelt. Die abgeschliffenen, wurzellosen, sehr kräftigen Zähne stehen in parallelen Reihen, im Unterkiefer auf einem torus mandibularis. Die Kauflächen beschreiben eine Schneckenlinie, das heißt, sie sind am vordersten Zahn waagrecht, am hintersten maximal nach innen geneigt.

Die Betonung der Temporalisfunktion ist schon am knöchernen Schädel sichtbar. Die Beobachtung hat gezeigt, daß der Biber durch die Kraft, die er in seinen mm. temporales hat, seine Nagezähne als Halte- und Beißwerkzeuge gut gebrauchen kann.

Die Reibebewegungen, mit denen er seine zellulosehaltige Nahrung aufbereitet, sind nicht sehr weit ausladend, stehen aber unter einem großen Druck.

Abb. 8. *Castor fiber*. Proc. muscularis extrem stark ausgeprägt



Castor canadensis

Es bestehen am knöchernen Schädel nur geringe Abweichungen gegenüber dem altweltlichen Verwandten: Die Jochbögen sind nicht so mächtig und auch die cristae temporales sind nicht so stark ausgeprägt. Dadurch erscheint die Schädelkapsel größer und gewölbter. Hinsichtlich des Kauapparates und der Kaufunktion bestehen keine nennenswerten Abweichungen.

Lepus timidus

Die eigenartige, von den anderen Nagern abweichende Form, die weite Verbreitung, wenn auch nur in wenigen Arten und frühe Funde lassen erkennen, daß sich diese Unterordnung schon sehr früh absonderte.

Der Schädel, der eine leichte Beugung im Scheitel erkennen läßt, erscheint dadurch abgerundet. Die tabula externa ist besonders am Nasenbein, am Tränenbein und am Oberkiefer durchbrochen. Die Orbitae berühren sich in der Mitte, es ist nur ein foramen opticum sichtbar. Das breite Jochbein ist nach hinten hakenförmig verlängert. Das foramen infraorbitale erscheint klein und nicht wie bei den Sciurognathen nach unten verlängert.

Der hoch aufragende Unterkiefer hat wohl eine kräftige crista temporalis, aber nur einen kleinen processus muscularis.

Der m. temporalis findet sowohl an den gut ausgebildeten Supraorbitalleisten als auch an der crista temporalis kräftigen Ansatz, der m. pterygoideus internus in der gut ausgehöhlten fossa pterygoidea und an dem hoch hinauf gerückten processus angularis.

Daß diese Verteilung der Kräfte für die Funktion zweckmäßig ist, wird aus der Anordnung der Zahnreihen klar.

Die leicht nach vorn konvergierenden Zahnreihen stehen im Oberkiefer weiter auseinander als im Unterkiefer. Der Unterkiefer muß daher — und das geschieht durch den m. pterygoideus internus der Gegenseite — auf die Arbeitsseite herübergezogen werden. Die andere Hälfte funktioniert inzwischen als Balancierseite (Gysi zitiert nach Gerber).

Durch dieses Hin- und Herschieben wird die Nahrung zwischen den konkaven Seitenzähnen zerrieben. Zum Nagen ist hier — im Gegensatz zu manchen Vertretern der Simplicidentaten — kein Vorschub des Unterkiefers nötig, denn die unteren Schneidezähne berühren die oberen kleinen bereits im Schlußbiß.

Die Seitenzähne, die im Oberkiefer bogenförmig nach außen, im Unterkiefer nach innen gekrümmt sind, passen sich in ihrer Form den auf sie einwirkenden Kräften an.

Lepus cuniculus

Der Schädel ist nicht wesentlich anders, nur kleiner gebaut. Das Kauen und der Kauapparat ist ähnlich wie beim vorher besprochenen Tier.

Die Beschreibung allein konnte noch keinen Hinweis geben, welcher Faktor entscheidend für die Ausprägung des torus mandibularis war. Es wurden nun Merkmale, die in irgendeiner Beziehung zur gesuchten Größe stehen, gemessen und aus den erhaltenen Werten verschiedene Indices errechnet.

Die Kondylenbreite bezeichnet die Entfernung der beiden Unterkiefergelenkfortsätze. Sie bietet bei gleichzeitiger Betrachtung der Hirngröße einen Anhalt dafür, ob bei einem Breitenwachstum des Gehirns die Kiefergelenkgruben nach außen rücken und mit ihnen die waagerechten und aufsteigenden Kieferäste. Der torus mandibularis wäre dann als eine Kompensationsbildung aufzufassen.

Da sich die Länge der sutura occipito-sphenoidalis bei allen Veränderungen des Schädels selbst nur wenig ändert, wurde sie als Clivusbreite festgelegt, um als Bezugsgröße bei der Errechnung des Torus-Index zu dienen.

Die Konvergenz der Zahnreihen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer scheint abhängig zu sein von der Richtung und dem Druck, unter dem sich der Unterkiefer gegenüber dem Oberkiefer bewegt. Gemessen wurde die Länge der Zahnreihe und die Entfernung der beiden Zahnreihen an ihrem mesialen und distalen Ende. Diese Werte wurden

zeichnerisch übertragen und der Winkel gemessen, der also dem Winkel der beiden an die lingualen Alveolarränder gezogenen Tangenten entspricht.

Die Dentallänge spiegelt ungefähr die Beanspruchung wider, der die Zahnreihe ausgesetzt ist. Eine lange Zahnreihe läßt weit ausladende Schlittenbewegungen unter mäßigem Druck vermuten, eine kurze Zahnreihe Quer- oder Hackbewegungen. Gemessen wurde der am weitesten mesial und der am weitesten distal gelegene Punkt der Alveolen. Die Zahnreihe selbst konnte in vielen Fällen nicht gemessen werden, da bei der Präparation der Schädel oft Zähne verlorengingen oder dislociert wurden.

Der Abstand zwischen dem am weitesten nach lingual vorspringenden Teil der Alveole und der buccalen Begrenzung des ramus horizontalis wurde als Breite des torus mandibularis bezeichnet.

Die Breite wurde in der Mitte der Seitenzahnreihe gemessen,

1. weil dieser Punkt innerhalb der variierenden Vergrößerungen des ersten oder des letzten Molaren ziemlich konstant ist,
2. weil oft eine kräftige, steil ansteigende crista temporalis eine Messung weiter distal verhindert und
3. weil in einer Ebene, die transversal durch diese beiden Punkte gezogen werden kann, in den meisten Fällen der m. masseter mit seiner kräftigsten Portion am Jochbogen inseriert.

Die Jochbogenbreite in der oben angeführten Ebene als schematisierte Ursprungsstelle, die crista massetericae am Unterkiefer als Ansatzstellen des m. masseter sollen gemeinsam mit den Ursprungs- und Ansatzstellen des m. pterygoideus internus einen schematischen Überblick erlauben über die Lage der Masseter-Pterygoideus-Schlinge, in der der Unterkiefer hängt.

Die Länge der Symphyse beider Unterkieferhälften legt ihre Beweglichkeit gegeneinander fest. Lange Symphyse — starre Verbindung, kurze Symphyse — bewegliche Verbindung.

Die Länge des Unterkiefers wurde bestimmt, um den Einfluß langer oder kurzer Kiefer auf die Torusbreite zu klären. Gemessen wurde die Entfernung zwischen dem vordersten Punkt der Symphyse und dem Mittelpunkt der Verbindungslinie beider Kieferwinkel.

Die Höhe und die Dicke des horizontalen Unterkieferastes wurden in der Ebene gemessen, die man senkrecht zur Achse jeder Kieferhälfte durch den Halbierungspunkt der Dentallänge ziehen kann.

Das Volumen der Hirnkapsel wurde nur relativ bestimmt. Nach Abdichtung der größeren foramina wurde das Gewicht der eingefüllten Reiskörner ermittelt.

Eine Vergrößerung des Hirnvolumens kann einmal direkt eine Verbreiterung des torus mandibularis bewirken, wenn die Gelenkgruben

am Schädel auseinanderrücken, beide Unterkieferhälften sich voneinander entfernen und dadurch die oberen und unteren Zahnreihen den Kontakt verlieren. Der *torus mandibularis*, auf dem die unteren Zahnreihen nach innen versetzt sind, gleicht in sinnvoller Weise diese Entwicklung aus.

Oder es sind vergrößertes Hirnvolumen und verbreiteter *torus* als Anlagen miteinander gekoppelt.

Hirnschädelbreite ist die größte Entfernung der Temporal-schuppen in horizontaler Projektion. Wenn die *linea temporalis* stark ausgeprägt war, mußte der gemessene Wert etwas korrigiert werden.

Die Hirnschädellänge ist nach Martin die Entfernung von der Glabella (Unterrand des Stirnbeins oberhalb der Nasenwurzel) zum *Opisthocranium* (*Prot. occipitalis externa*).

Bei dem *foramen infraorbitale* bestehen hinsichtlich seiner Größe erhebliche Unterschiede. Die innere mediale Portion des *m. masseter* und die oberflächliche vordere haben hier entgegengesetzte Wirkungen. Ist eine starke innere Portion vorhanden, die von einem weit ausladenden *angulus posterior* fast waagrecht nach vorn zieht und weitausladende Schlittenbewegungen ermöglicht, dann besetzt diese die Ränder des *foramen infraorbitale*, erweitert es und setzt manchmal mit Ausläufern auch noch vor diesem an. Ist hingegen die äußere, vordere Portion kräftig, die den Druck des *m. temporalis* beim Kauen verstärkt, so wird von ihr die Vorderfläche des *proc. zygomaticus* als Ursprung beansprucht und die innere Portion kann ihrerseits keine Erweiterung des *foramen infraorbitale* hervorrufen.

Erst wenn das Gleichgewicht wieder zugunsten der inneren Portion verschoben ist, ändert sich das Bild, auch dann, wenn als Artmerkmal ein kleines *foramen infraorbitale* angelegt ist.

Auch die *fossa pterygoidea* gibt Aufschluß über die Verhältnisse, die den *m. pterygoideus* betreffen. Ist sie tief oder ausgehöhlt, so wird entweder der *m. pterygoideus* stark beansprucht und vergrößert daher seine Ursprungsfläche oder er findet an einer schmalen *crista pterygoidea* des Unterkiefers nicht genügend Ansatz und verlegt das Schwergewicht seiner Fasern an den Ursprung. Ist die *fossa pterygoidea* flach, so ist das die Wirkung der entgegengesetzten Verhältnisse.

Die Seitenzähne bieten neben der Möglichkeit feiner Differenzierung auch schon durch ihre groben Unterschiede Hinweise auf die Art der Nahrungsaufbereitung.

Ist die Pulpenhöhle eng (in der Tabelle mit — bezeichnet), so kann man eine geringe Abnutzung des Zahnes annehmen, wie sie entweder nur bei geringen Querverschiebungen oder Hackbewegungen oder auch bei einer weichen Nahrung vorkommt.

Das Gegenteil, Zähne mit weiter Pulpenhöhle (mit + bezeichnet), findet man bei Tieren, die ihre Zähne durch weit ausladende Schlittenbewegungen oder durch eine harte, sand- und zellulosehaltige Nahrung stark abnutzen.

Die Kauflächen können glatt geschliffen sein und weisen damit auf Längsverschiebungen des Unterkiefers hin oder sie sind mit Höckern oder Querrinnen versehen und deuten damit auf eine Querverschiebung.

Ergänzend zu den Betrachtungen am toten Schädel wurde zum großen Teil aus der Literatur, zum Teil nach eigenen Beobachtungen der Hinweis gebracht, ob man die Nahrungsaufbereitung eher als Kauen (K) oder als Reiben (R) bezeichnen kann.

Die Tabelle 2 zeigt die aus den gemessenen Werten errechneten Indices.

Torus-Index: $(\text{Breite des torus mandibularis} \times 100) : (\text{Länge der sutura occipito-sphenoidalis})$. Da bei allen Tieren die Clivusbreite verhältnismäßig geringen Änderungen unterworfen ist, bietet der Torus-Index einen Anhalt dafür, ob der Torus verhältnismäßig breit oder schmal ist.

Längen-Breiten-Index des Unterkiefers: $(\text{Unterkieferlänge} \times 100) : (\text{Kondylenbreite})$. Er gestattet, lange und kurze Unterkiefer zu unterscheiden.

Seitenzahnindex: $(\text{Dentallänge} \times 100) : (\text{Unterkieferlänge})$. Er soll zeigen, ob die Seitenzahnreihe verhältnismäßig lang oder kurz angelegt ist.

Volumen-Breiten-Index des Hirnschädels: $(\text{Hirnvolumen} \times 100) : (\text{Hirnschädelbreite})$. Er soll herausstellen, ob eine mehr kugelige Auswölbung oder eine Breitenzunahme bei einer Volumenvergrößerung des Schädelinhaltes auftritt.

Das vorstehende Diagramm soll den Vergleich der einzelnen Werte durch die kurvenmäßige Aufzeichnung anschaulicher machen.

Bei der Auswertung kann man zu folgenden Schlüssen kommen: Daß der Torusindex und der Dicken-Höhenindex etwa gleichsinnige Schwankungen aufweisen, ist nicht so verwunderlich, da ja ein breiter Torus auch das Maß für die Dicke des ramus horizontalis des Unterkiefers beeinflußt.

Wesentlich wichtiger scheint aber der homologe Kurvenverlauf zu sein, den der Torusindex mit dem Hirnvolumenbreitenindex und dem Breitenlängenindex des Unterkiefers hat. Der Schluß, daß die Breitenausdehnung des Gehirns über die Gelenkgruben eine Wirkung auf die Bildung des Torus ausübt, liegt nahe.

Der Seitenzahnindex und der Hirnschädel-Längenindex stimmen dagegen mit der Toruskurve nicht überein.

Diskussion

Die Betrachtung von Nagetierunterkiefen ergab, daß der torus mandibularis bei den Tieren kräftig ausgebildet ist, die ihre Nahrung zerreiben. Die betonte Ursprungs- und Ansatzfläche des m. masseter, sein oft fast horizontaler Verlauf zwischen dem nach unten gesenkten Ursprung am Jochbein und dem Ansatz an dem

Tabelle 1

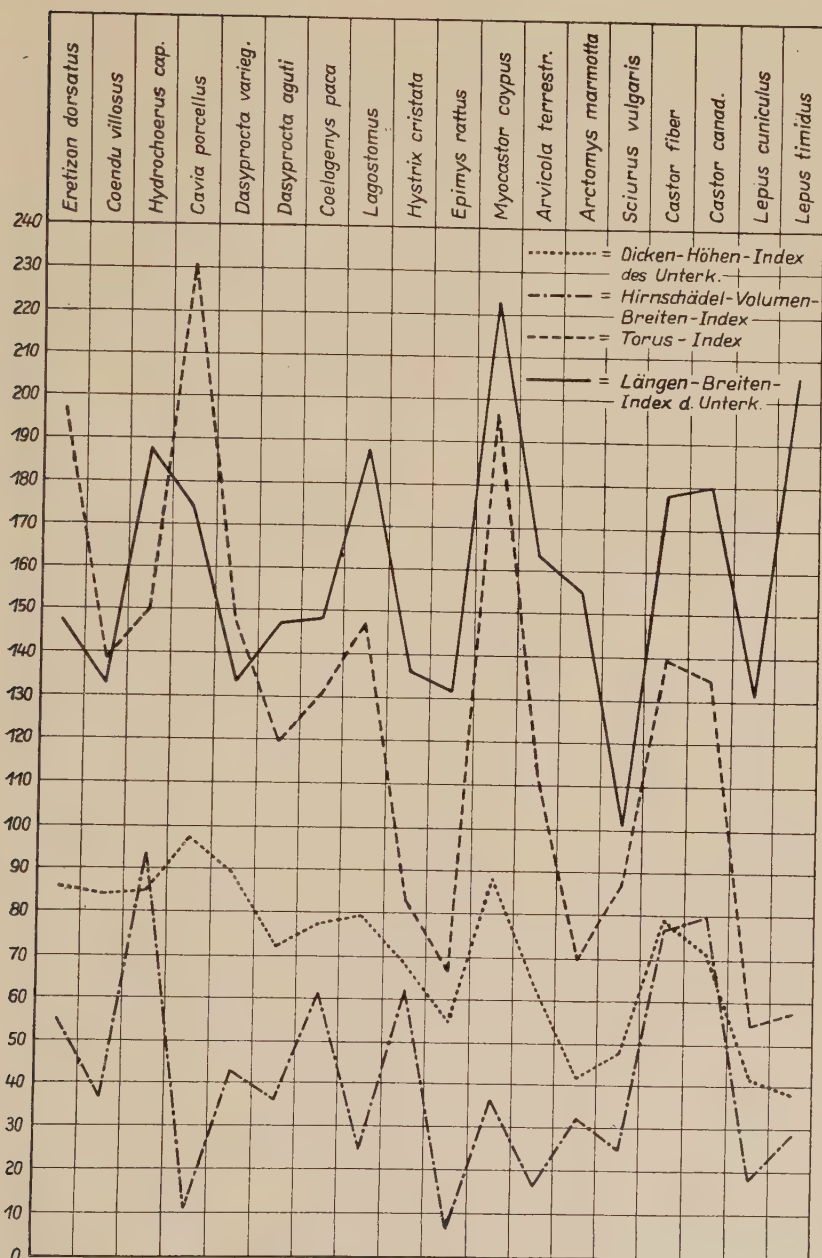
	Schädelänge	Kondylenbreite	Clivusbreite	Breite des torus mandibularis	Konvergenz der Oberkieferzahnreihe	Konvergenz der Unterkieferzahnreihe	Dentallänge, Oberkiefer	Dentallänge, Unterkiefer	Länge der Symphyse	Volumen der Hirnkapsel
<i>Eritizon dorsatus</i>	102	48	8	16	18	16	26	27	37	22,3
<i>Coendu villosus</i>	76	34	6	8,5	16	18	17	18	21	12,7
<i>Hydrochoerus capybara</i>	234	87	21	31	28	22	72	71	65	73,4
„ „	162	69	15	24	28	22	56	58	43	39,1
<i>Caviar porcellus</i>	65	21	3	7	34	32	14	14	15	3,25
<i>Dasyprocta variegata</i>	105	38	8	12	0	14	18	19	24	17,2
<i>Dasyprocta aguti</i>	102	36	9	11	—2	2	17	17	22	14,5
<i>Coelogenys paca</i>	139	57	9	12	6	—6	28	30	37	31,8
<i>Lagostomus</i>	124	47	12	18	26	25	28	28	33	12,5
<i>Hystrix cristata</i>	154	63	14	12	0	0	35	36	39	31,5
<i>Epimys rattus</i>	40	15	4	2,5	14	20	6	6	4,5	1,5
„ „	44	15	4	3	12	18	7	6	4	1,6
<i>Myocastor coypus</i>	132	45	9	18	22	22	30	32	43	14,5
<i>Arvicola terrestris</i>	65	24	6	7	16	4	15	16	17	4,6
<i>Arctomys marmotta</i>	94	41	11,5	8	—8	8	22	20	10	11,5
„ „	88	39	10,5	7,5	—8	10	21	20	10	12
<i>Sciurus vulgaris</i>	60	27	5,5	4,5	0	4	11	11	7,5	6,7
<i>Castor fiber</i>	136	55	14	20	24	24	29	32	44	36,1
„ „	152	61	14	20	25	25	31	36	47	36,5
<i>Castor canadensis</i>	147	62	13	18	24	24	33	38	46	40,5
<i>Lepus cuniculus</i>	64	28	7	4	10	12	11	11,5	14	5,6
„ „	64	28	7	4	10	12	11,5	11	14	5,6
<i>Lepus timidus</i>	103	33	10	6	8	10	16	15	23	8,9

	Jochbogenbreite	Entfernung der fossae pterygoideae	Entfernung der cristae massetericae	Entfernung der cristae pterygoideae	Foramen infraorbitale	Fossa pterygoidea	Kauer oder Reiber	Längs- oder Querverschiebung	Weite Pulpahöhle	Abrasionsgrad der Kauflächen	Hirnschädelbreite	Hirnschädelänge	Höhe des horizont. Unterkieferastes	Dicke des horizont. Unterkieferastes	Länge des Unterkiefers	Unterkieferwinkelbreite
	54	18,5	54	38	+	+	R L	—	+	38	64	18	16	72	57	
	35	13	41	30	+	+	R L	—	+	32	50	11	9,5	46	38	
116	31		98	97	+	—	R L	+	+	62	133	35	31	173	98	
	80	18	72	71	+	—	R L	+	+	53	97	28	24	121	69	
	30	7	30	27	+	+	R L	+	+	22	41	9	9	37	25	
	42	14	39	35	+	+	R L	+	+	38	67	14	13	52	36	
	41	14	44	39	+	+	? ?	—	+	37	68	16	12	54	41	
	60	19	57	50	+	+	R L	—	+	49	102	20	16	86	57	
	63	19	69	62	+	+	R L	+	+	44	71	22	18	90	65	
	66	24	66	59	+	+	R L	+	+	48	56	18,2	13	88	49	
	18	5	15	11	—	+	K Q	—	—	16	28	4,8	3	19,5	16,5	
	21	6	18	14,5	—	+	K Q	—	—	16	27	5,5	3	21	16	
	65	20	84	70	+	—	R L	—	+	37	78	23	21	102	72	
	38	10	30	20	+	—	R L	+	+	23	43	12	8	40	29,5	
	54	14	62	35	+	—	K Q	—	—	34	59	22	9	65	60	
	48	12	58	30	+	—	K Q	—	—	32	57	16	8	62	56	
	31	9	23	11	—	+	K Q	—	—	24	45	8,5	4,3	28	23	
	91	17	76	63	—	—	R L	+	+	42	82	25	21	98	80	
106	19		? ?		—	—	R L	+	+	47	86	26	21	112	76	
	98	19	87	72	—	—	R L	+	+	49	90	27	20	114	81	
	29	9	25	21	—	—	R Q	+	—	27	46,5	10	4,5	39	26	
	29	9	26	22	—	—	R Q	+	—	26	45	11	5	36	25	
	43	12	41	32	—	—	R Q	+	—	29	66	17	7	69	41	

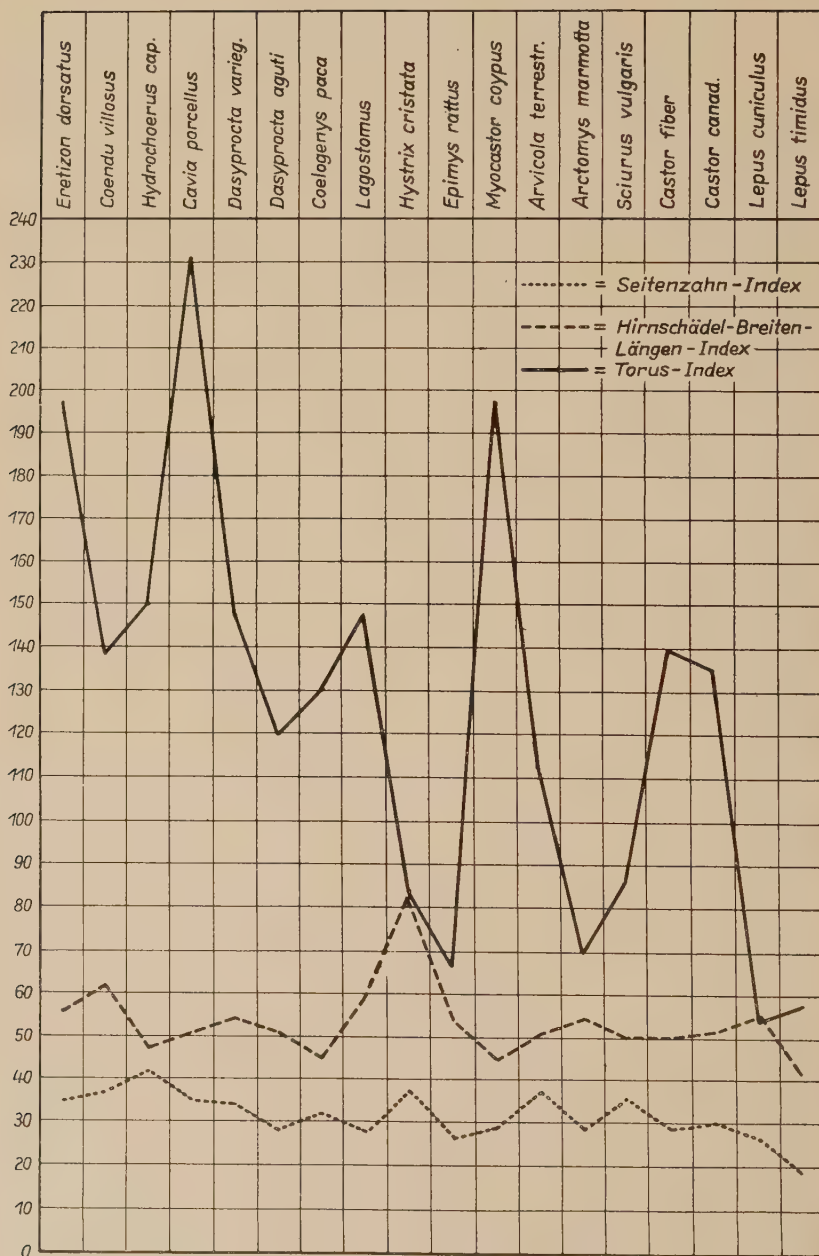
Tabelle 2

	Torus-Index	Längen-Breiten-Index des Unterkiefers	Dicken-Höhen-Index des Unterkiefers	Seitenzahindex	Hirnschädel Breiten-Längen-Index	Hirnschädel Volumen-Breiten-Index
<i>Eretizon dorsatus</i>	200,0	150,0	88,8	37,5	59,3	58,6
<i>Coendu villosus</i>	141,6	135,3	86,3	39,1	64,0	39,6
<i>Hydrochoerus capybara</i>	147,6	198,8	88,6	41,0	46,6	118,3
„ „	160,0	181,1	85,6	47,9	54,6	73,7
<i>Cavia porcellus</i>	233,3	176,1	100,0	37,8	53,6	14,7
<i>Dasyprocta variegata</i>	150,0	136,8	92,8	36,5	56,7	45,3
<i>Dasyprocta aguti</i>	122,2	150,0	75,0	31,4	54,4	39,1
<i>Coelogenys paca</i>	133,3	150,8	80,0	34,8	48,0	64,9
<i>Lagostomus</i>	150,0	191,4	81,8	31,1	61,9	28,4
<i>Hystix cristata</i>	85,7	139,6	70,8	40,9	85,7	65,6
<i>Epimys rattus</i>	62,5	130,0	62,5	30,8	57,1	9,4
„ „	75,0	140,0	54,5	28,5	58,2	10,0
<i>Myocastor coypus</i>	200,0	226,6	91,3	31,3	47,4	39,1
<i>Arvicola terrestris</i>	116,6	166,6	66,6	40,0	53,4	20,0
<i>Arctomys marmotta</i>	72,2	158,5	40,9	30,7	57,7	33,8
„ „	75,0	158,9	50,0	32,2	56,1	37,5
<i>Sciurus vulgaris</i>	89,1	103,7	50,6	39,2	53,3	27,9
<i>Castor fiber</i>	142,8	178,1	84,0	32,6	51,2	85,9
„ „	142,8	183,6	80,7	32,1	54,6	77,6
<i>Castor canadensis</i>	138,4	183,7	74,0	33,3	54,4	82,6
<i>Lepus cuniculus</i>	57,1	139,2	45	29,4	58,0	20,7
„ „	57,1	128,7	45,4	30,5	57,7	21,5
<i>Lepus timidus</i>	60,0	209,1	41,1	21,7	43,9	30,6

Kurve I



Kurve II



nach oben gezogenen proc. angularis sprechen deutlich für diese Kauart.

Tullberg, der als erster diese weit ausladenden Schlittenbewegungen des Unterkiefers beschrieb, ist der Auffassung, daß diese Bewegung nur dann den Kauvorgang zweckmäßig gestalten kann, wenn auch an den Zähnen und am Unterkieferknochen entsprechende Veränderungen eintreten.

So zeigt sich u. a. bei *Hydrochoerus capybara* außer dem torus mandibularis eine stark verlängerte Seitenzahnreihe, deren Zahnplan abgeschliffen sind.

Die exakte Durchmessung der einzelnen Schädel und die Verarbeitung der gemessenen Größen in den einzelnen Indices ergeben, daß die Art der Nahrungsaufbereitung nicht der einzige Grund für die Entstehung des torus mandibularis sein kann. Das Diagramm zeigt, daß der Torusindex, der Längen-Breiten-Index des Unterkiefers und der Volumen-Breiten-Index des Hirnschädels annähernd parallel zueinander verlaufen. Aus dieser Kongruenz läßt sich die Vorstellung ableiten, daß die Kiefergelenke voneinander entfernt werden, wenn das Gehirn wächst und dieses Wachstum hauptsächlich in die Breite geht. Dadurch entfernen sich auch die beiden Unterkieferhälften voneinander, die Form des Oberkiefers und die Anordnung seiner Zahnreihen aber bleibt unberührt, was für die Erhaltung der Kaufunktion ungünstig wäre, wenn nicht dieses Auseinanderweichen durch einen Ausgleichsvorgang aufgehoben würde. Die unteren Zahnreihen hätten dann nur auf einer Seite Berührung mit den oberen und das Kauen wäre nur einseitig und durch viel kompliziertere Muskel-Koordinationen möglich. Die kräftige Ausbildung des torus mandibularis ist nach den Messungen als Ausgleich gegen das Auseinanderweichen der Unterkieferhälften aufzufassen. Auf dem torus mandibularis und durch ihn haben die unteren Seitenzähne, mögen sie auch oft stark nach innen geneigt sein, Berührung mit den oberen. Für die kräftige Ausprägung des torus mandibularis ist also das Breitenwachstum des Gehirns die Hauptursache. Die Messungen und die Beschreibung stimmt darin überein, daß Tiere mit einer Verbreiterung des Hirnschädels ihre Nahrung zerreiben. Eine Ausnahme davon macht nur das Meerschweinchen.

Daß es sich bei der Anlage des torus mandibularis um eine lebensnotwendige Bildung handelt, geht daraus hervor, daß die

größte Zahl der Nager zu den Simplicidentaten gehört. Denn nur bei ihnen kommt im Gegensatz zu den Duplicidentaten ein torus mandibularis vor. Die Träger dieses torus sind innerhalb dieser Unterart wiederum durch ihre den Umweltverhältnissen gut angepasste Lebensweise und ihre Spezialisierung ausgezeichnet.

Die Erfahrungen, die in genetischer Hinsicht u. a. Ritter mit seinen Versuchen gerade auf diesem Gebiet machte, die Experimente von Spemann und die Betrachtungen von Schindewolf wurden bei dem Versuch, diese Frage zu klären, ebenso mit herangezogen, wie die Ansichten von Benninghoff, Eschler, Tullberg, Krumbach und Zak.

Die einzelnen Teilergebnisse zusammengekommen führen zu der Anschauung, daß der torus mandibularis in seiner Anlage durch das Breitenwachstum des Gehirns hervorgerufen wird. Er gleicht das Auseinanderweichen beider Unterkieferhälften und die damit bedingte Entfernung der unteren von den oberen Zahnreihen aus. Die besondere Art der Nahrungsaufbereitung, das Reiben, trägt zur Verstärkung des torus mandibularis bei.

Zusammenfassung

Der torus mandibularis ist bei den einzelnen Nagerfamilien verschieden stark ausgeprägt.

Die Untersuchung der Schädel ergab, daß Tiere, die ihre Nahrung zerreiben, einen breiten torus mandibularis besitzen.

Mit dem Breitenwachstum des Hirnschädels prägt der torus mandibularis sich stärker aus.

Der Grund dafür ist wahrscheinlich folgender: Das Breitenwachstum des Hirnschädels bewirkt über die Kiefergelenke ein Auseinanderrücken der Kieferhälften.

Der torus mandibularis gleicht diese zur Kauunfähigkeit führende Entwicklung aus.

Die besondere Art der Kieferbewegungen, „das Reiben“, begünstigt diese torus-Bildung.

Резюме

У отдельных семейств грызунов торус мандибулярис образован различно.

Исследование черепа доказало, что животные, растирающие корм, имеют широкий торус.

Вместе с развитием черепа развивается также и торус мандибулярис.

Причина заключается в следующем: расширение черепа вызывает растигивание челюстей в их суставах.

Торус мандибулярис выравнивает подобное развитие, могущее довести до неспособности жевания.

Особый способ движения челюстей «трение» способствует развитию торуса.

Summary

Torus mandibularis is developed at different degrees in the various families of rodents.

Skull investigation revealed that animals which grind their food, have a broad torus mandibularis.

The torus mandibularis becomes more pronounced as the neurocranium grows broader.

The reason for this probably has to be seen in the fact that the growing breadth of neurocranium causes the maxillary halves to move apart through the temporomaxillary joint.

The torus mandibularis compensates for this development which leads to masticatory incapacity.

The specific kind of maxillary movements, the "grinding" promotes this development of torus.

Résumé

Le torus mandibularis est caractérisé par une différenciation plus ou moins prononcée chez les diverses familles des rongeurs.

L'étude des crânes fit voir que les animaux triturant leur nourriture possèdent un torus mandibularis large.

Le torus mandibularis devient plus prononcé avec la croissance en largeur de la boîte crânienne.

La raison en est probablement la suivante: La croissance en largeur de la boîte crânienne donne lieu, par l'intermédiaire des articulations maxillaires, à un écartement des moitiés de la mâchoire.

Le torus mandibularis compense ce développement qui conduit à l'incapacité de mâcher.

Le type spécial des mouvements de mastication — la trituration — favorise cette formation du torus.

Schrifttum

Abel, Othenio: Paläobiologie und Stammesgeschichte. Verlag Fischer, Jena 1925. — Ders.: Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorgeschichtlicher Wirbeltiere. Verlag Fischer, Jena 1925. — Ders.: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Schweizerbarth, Stuttgart 1912. — Ackermann, Fr.: Zitiert nach Dr. Gerber. Dtsche zahnärztl. Z. 4 (1949) Heft 3/4. — Adloff, P.: Odontologie und Anthropologie. Zahnärztl. Rundsch. 50 (1941) Heft 11. — Brehm, Alfred: Die Säugetiere, Band 2, Bibliographisches Institut Leipzig und Wien 1921. — Fabian, H.: Studien zur Kaufunktion. Dtsch. Zahnhk., Heft 65, Thieme Verlag, Leipzig (1928). — Eschler, Josef: Über die Auswirkung und Bedeutung der muskulärfunktionellen Inanspruchnahme des Zahnes. Dtsch. zahnärztl. Z. 3 (1948) Heft 15/18. — Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch: Handbuch der Vergleichenden Anatomie Band 2, s. Verlag Urban & Schwarzenberg 1931. — Hennings, Kurt: Die Säugetiere Deutschlands. Verlag Quelle & Meyer, Leipzig 1909. — Krumbach, Thilo: Die unteren Schneidezähne der Nagetiere nach Gestalt und Funktion betrachtet. Zool. Anz. 27 (1904) Heft 9. — Martin, Rudolf: Lehrbuch der Anthropologie. Verlag Fischer, Jena 1928. — Ritter, Reinhold: Die Entstehung von Gebißanomalien bei Kreuzung eines großschädelligen mit einem kleinschädelligen Kaninchen und ihre peristatische Beeinflussung. Med. Dissertation, Breslau 1941. — Schindewolf, O. H.: Zur Kritik des biogenetischen Grundgesetzes. Naturw. 33 (1946), Heft 8. — Spee, Ferdinand: Die Verschiebungsbahn des Unterkiefers am Schädel. Arch. Anat. u. Entwgesch. 1890. — Spemann, H.: Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Verl. Jul. Springer, Berlin 1936. — Tullberg, Tycho: Über das System der Nagetiere. Acta nova reg. soc. scienc. Ups. Bd. 18, 1899. — Weber, Max: Die Säugetiere, Band 2. Verlag Lukas Fischer, Jena 1928. — Zak, Bedrich: Die Reaktionen des Knochens auf mechanische Einwirkungen vom Gesichtspunkt der photoelastischen Methode. Z. Stomat. 39 (1941), Heft 14.

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel (Prof. Dr. W. Herre)
und dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neuroanatomische Abteilung
in Gießen (Prof. Dr. H. Spatz)*

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren

II. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Hausform von *Epimys norvegicus* Exrl.¹

Von

Heinz Stephan, Gießen

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. 10. 1953)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	426
II. Material und Methodik	427
III. Vergleich der Hirnform	430
IV. Vergleich der Hirnoberflächen	431
a) Makroskopische Vorbemerkungen	431
b) Die Gesamtoberfläche des Cortex	432
c) Die Oberflächen der Felder des Allocortex	434
V. Die Größenveränderungen im Hinblick auf die Funktion der Rindengebiete des Allocortex	442
a) Bulbus olfactorius	442
b) Bulbus accessorius	455
c) Regio retrobulbaris und x-Streifen	455
d) Regio praepyramidalis und periamygdalaris	457
e) Tuberculum olfactorium	458
f) Septum pellucidum	459
g) Regio diagonalis	460
h) Regio entorhinalis	461
i) Ammonshornformation	462
VI. Die Längsverschiebungen der Einzelregionen	464
VII. Theoretische Erörterungen	465
VIII. Ergebnisse	466
IX. Schrifttum	468

¹ Diese Studien wurden durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Herrn Prof. Herre, der mir die Mittel und Räumlichkeiten seines Institutes für diese Untersuchungen zur Verfügung stellte, danke ich für beständige Hilfsbereitschaft.

I. Einleitung

Das Ziel dieser Studien ist, festzustellen, welchen Einfluß die Domestikation oder ihr verwandte Eingriffe in das normale Leben eines Tieres (Gefangenschaft, Zoonhaltung) auf das Gehirn haben. Diesem Zwecke diene auch die Untersuchung der Unterschiede im Isocortex von Wild- und Hausschweinen (Stephan, 1951), die beim Hausschwein in erster Linie eine Verminderung der sensorischen Gebiete, allen voran der Sehrinde, ergab. Ein Sinnesystem wurde bei diesen Untersuchungen bisher fast völlig vernachlässigt, und das ist der Geruchssinn, dessen Zentren vorwiegend im Allocortex liegen¹. Da der Allocortex phylogenetisch älter als der Isocortex ist, und weiterhin die Stellung des Riechsinnes im Gesamtrahmen der Hirnfunktion eine andere, als die der übrigen sensorischen Systeme zu sein scheint, können wir a priori nicht die gleichen Veränderungen wie in den Sinneszentren des Isocortex erwarten. Somit erscheint eine gesonderte Bearbeitung des Riechsystems gerechtfertigt.

Zur Untersuchung der Veränderungen des Riechhirnes in der Domestikation wählte ich die Ratte, also einen Makrosmatiker, bei dem der Geruch eine recht große Bedeutung hat. Ich ging hierbei von der nicht näher zu begründenden Ansicht aus, daß, wenn überhaupt Unterschiede im Allocortex auftreten, diese bei Makrosmatikern am ehesten in Erscheinung treten würden.

Auch für die Frage nach den Beziehungen zwischen nervöser Funktion und ihrem anatomischen Substrat sind Untersuchungen an Haustieren und ihren wilden Vorfahren von Bedeutung, da wir hier bei gleichem Körperbautypus häufig extreme Unterschiede in der Umwelt der Tiere haben. Diese verschiedene Umwelt stellt sehr unterschiedliche Anforderungen an die Funktionssysteme, was in Größenverschiebungen der Zentren innerhalb der Gehirns seinen morphologischen Ausdruck finden könnte. Die Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren mögen somit dazu beitragen, weitere Anhaltspunkte für die Beziehungen zwischen der Größe eines Zentrums und seiner funktionellen Wertigkeit zu geben.

¹ Es soll schon hier hervorgehoben werden, daß der Allocortex nicht nur Riechzentren, sondern auch Zentren mit vorwiegend anderer Funktion beherbergt.

II. Material und Methodik

Als Material für diese Untersuchungen dienten Hirne von Weißen und Wanderratten. Eine nur in der Domestikation lebensfähige Rattenform ist die Weiße Ratte. Diese wird seit vielen Generationen in der Käfighaltung gezüchtet und entspricht durchaus dem Typ eines Haustieres. Leider bestehen immer noch Meinungsverschiedenheiten über die Stammform dieses Tieres, doch geht weitaus die Mehrzahl der Meinungen dahin, daß sie von *Epimys norvegicus* Erxl. (*Mus decumanus* Pall.), also der Wanderratte, abzuleiten sei. Bei vergleichenden Untersuchungen, auch unter dem Blickwinkel der Domestikation, fand ich stets diese beiden Formen miteinander verglichen, so daß ich auch im folgenden Bericht Weiße Ratten und Wanderratten einander gegenüberstellen werde.

Unterschiede zwischen amerikanischen und europäischen Wanderratten und Albinos konnten nach Donaldson (1924) nur in sehr geringfügigem Ausmaß festgestellt werden, so daß einem Vergleich unserer Ergebnisse mit in Amerika gemachten Untersuchungen nichts im Wege steht.

Bearbeitet wurden 8 Gehirne (= 16 Hemisphären) von Wanderratten und 10 Gehirne (= 20 Hemisphären) von Weißen Ratten, deren wichtigste Daten in Tabelle 1 zusammengestellt sind.

Die Wanderratten sind mit W, die Albinos mit A gekennzeichnet. Es wurden nur Gehirne von ausgewachsenen Tieren herangezogen. Fixiert wurde mit Bouin.

Tabelle 1

Nr.	Geschlecht	Lebendgewicht des Tieres in Gramm	Frischgewicht des Hirns in Gramm
W 33	♂	150	2,16
W 140	♂	190	1,93
W 113	♂	200	2,11
W 34	♂	250	2,47
W 142	♂	350	2,31
W 143	♂	375	2,48
W 112	♂	415	2,54
W 141	♂	460	2,69
A 36	♂	115	1,75
A 35	♂	120	2,14
A 115	♂	190	1,80
A 212	♂	195	2,01
A 114	♂	200	1,79
A 221	♂	200	1,82
A 219	♂	210	1,80
A 218	♂	230	1,90
A 223	♂	285	2,43
A 217	♂	320	2,22

Das durchschnittliche Frischgewicht der bearbeiteten Gehirne der Wanderratten liegt bei 2,34 g (1,93—2,69), das der Albinos bei 1,96 g (1,75—2,43). Die untersuchten Hirne der Weißen Ratten sind also durchschnittlich um 16,2% kleiner als die der Wanderratten. Nicht berücksichtigt wurde bei dieser Berechnung jedoch das unterschiedliche Körpergewicht, welches bei den von mir untersuchten Wanderratten durchschnittlich bei 300 g (150 bis 460) und bei den Albinos bei 210 g (115—320) liegt. Bei gleich großen Tieren werden die Hirngewichtsunterschiede also geringer sein, und ich möchte zur Festlegung der von der Körpergröße unabhängigen Hirngewichtsabnahme Zahlen von Donaldson und Hatai (1931) mit heranziehen. Diese fanden für 29 Wanderratten, die alle ein Gewicht um 250 g hatten, ein durchschnittliches Hirngewicht von 2,15 g und für 20 vergleichbare Weiße Ratten, 1,95 g. Bei gleich großen Tieren beträgt nach diesen Zahlen die Hirngewichtsabnahme in der Domestikation durchschnittlich 9,3%. Für gleich alte Tiere ist diese Abnahme nach Angabe obiger Autoren 10—12%, doch sind gleich alte Wanderratten etwas schwerer.

Auch in unserem Material sind bei gleichem Körpergewicht die Hirne der Wanderratten fast stets deutlich größer als die der Weißen Ratten, wie sich aus der Tabelle 1 leicht ablesen läßt.

Als Ziel dieser Untersuchungen wurde der Vergleich des Riechsystems, dessen Zentren im Allocortex liegen, herausgestellt. Der Allocortex ist kein einheitliches Rindengebiet, sondern setzt sich aus einer ganzen Anzahl cytoarchitektonisch gut unterscheidbarer Felder zusammen, die verschiedene Funktionen haben. Diese Felder sollen an Hand von Größenmessungen miteinander verglichen werden und bei bestehenden Größenunterschieden soll eine funktionelle Ausdeutung dieser Unterschiede versucht werden.

Die für den Größenvergleich angewandte Arbeitsmethodik muß im folgenden leider etwas breiter ausgeführt werden, da ein Vergleich der vorliegenden Ergebnisse mit denen anderer Untersuchungen nur bei genauer Kenntnis der Bearbeitungsmethodik möglich ist.

Von 20 Mikron dicken Serienschnitten wurde jeder 10. Schnitt (bei starken Veränderungen jeder 5.) mit Kresylechtviolett gefärbt. Die gefärbten Schnitte wurden bei 20facher Vergrößerung gezeichnet und die mikroskopisch gefundenen Grenzen der cytoarchitektonischen Regionen des Allocortex in die Zeichnungen eingetragen. Zum quantitativen Vergleich der abgegrenzten Gebiete wurde die Ausmessung der

Oberfläche der Volumenmessung vorgezogen. Folgende Punkte waren bestimmend: 1. Sind bisher die meisten Messungen als Oberflächenmessungen durchgeführt worden, so daß hier mehr Vergleichsmöglichkeiten bestehen und 2. und wesentlicher: im Allocortex bestehen große Teile der Rinde aus einschichtigen schmalen Zellbändern, wenn man von der Lamina zonalis absieht. Diese Zellstreifen sind volumenmäßig kaum exakt zu erfassen.

Oberflächenmessungen wurden bereits von Kreuzfuchs (nach Popoff, 1929) und Henneberg (1910/11) durchgeführt. Die von diesen Autoren angewandte makroskopische Bedeckungsmethode ist jedoch für die Ausmessung feinerer Struktureinheiten nicht anwendbar, da sie nicht erlaubt, diese genau abzugrenzen. Hier hilft die von Tramer (1914, 1916) angewandte Methode der Ausmessung von Schnittserien, die in einer etwas abgewandelten Form auch den vorliegenden Untersuchungen zugrunde liegt. Über diese Methode habe ich in der vorigen Arbeit ausführlicher berichtet (Stephan, 1951). Bei diesen Untersuchungen wurde die äußerste Schicht der Rinde, die Lamina zonalis, ausgemessen, während bei den jetzigen die Oberfläche der II. Schicht¹, also der äußere Rand der zellführenden Schicht gemessen wurde. Dieser hebt sich stets ganz deutlich ab. Zu dieser Maßnahme wurden wir gezwungen, weil sich in dem zum Allocortex gehörenden Ammonshorn die Rinde spiralig einrollt. Dadurch verschmelzen z. T. die Zonalschichten miteinander oder mit anderen Schichten und es ist nicht möglich, die eigentliche Oberfläche der Zonalschicht eindeutig festzustellen.

Bei Hirnteilen, die einen stark abweichenden Bau aufweisen, wie Bulbus olfactorius und Bulbus accessorius, wurden Meßstellen gewählt, die nach den jeweiligen Bauverhältnissen am vorteilhaftesten erschienen. Beim Bulbus olfactorius wurde die Schicht der Mitralzellen gemessen, da sich diese Schicht stets deutlich abhebt und von ihren Zellen die in die zentralen Teile führenden Bahnen ausgehen. Der Bulbus accessorius wurde in der inneren Granularschicht, der einzigen deutlich markierten Schicht ausgemessen. Die wichtigere Mitralzellschicht zeigt hier eine diffuse Zellverteilung.

Die Ausmessung der abgegrenzten Felder erfolgt auf der 20fach vergrößerten Zeichnung mit Hilfe eines der gebräuchlichen Kurvimeter. Diese haben cm-Einteilung und eine Abschätzung der Messung auf 2 mm läßt sich gut durchführen. Durch die starke Vergrößerung treten Meßfehler stark in den Hintergrund. Zur Erlangung der Oberflächenwerte wurde die ausgemessene Kontur mit dem Abstand zweier benachbarter Arbeitsschnitte (jeder 10. Schnitt 20 Mikron dick = 200 Mikron, also 0,2 mm) multipliziert. Durch Summierung der für die einzelnen Regionen an den Arbeitsschnitten gewonnenen Werte ergibt sich die Gesamtoberfläche der jeweiligen Region.

¹ Die II. Schicht des Allocortex hat keine einheitliche Bezeichnung, da sie nach Rose in den verschiedenen Regionen ontogenetisch verschiedenen Ursprungs ist.

Auf die möglichen Fehler bei der Ausmessung von Schnittserien habe ich in der vorigen Arbeit bereits hingewiesen (Stephan, 1951, S. 527).

Bei den hier vorliegenden lissencephalen Gehirnen (der Neocortex in seiner Gesamtheit wurde mit ausgemessen), wo die Oberfläche glatt und ohne Furchen ist, ist die Messung an Schnittserien ohne größere Fehler. Nur an den Polen werden die Werte etwas zu klein. Diese Fehler dürften aber nach Größe und Richtung bei allen Gehirnen fast gleich sein, so daß wir sie, da sie sich nur schwer ausschalten lassen, vernachlässigen müssen. Für die Gesamtschnittserienmethode kam Popoff zu dem Schluß, daß die absoluten Zahlen durch die technische Bearbeitung stark beeinflußt werden, die relativen Zahlen aber vergleichbar sind.

III. Vergleich der Hirnform

Bevor wir nun direkt zu den Ergebnissen der Oberflächenmessungen übergehen, soll noch eine charakteristische Veränderung betrachtet werden, die bisher bei den meisten Vergleichen zwischen Wild- und Haustieren hervorgehoben werden konnte. Es ist dies ein sog. „Schlankerwerden“ der Gehirne in der Domestikation. Bei gleicher Länge sind die Gehirne der Haustiere weniger breit und hoch (Klatt, 1921, bei Hunden; Herre, 1936, Rawiel, 1939 bei Schweinen und Stephan, 1951 bei Schafen). Messungen über die Hirnform der Ratten sind von mir nur wenige durchgeführt worden, aber die Ergebnisse sind so eindeutig, daß ich sie hier mit vorbringen möchte. Setzt man die Hemisphärenhöhe und -breite in Beziehung zur Hemisphärenlänge, so beträgt bei der Wanderratte die Breite 112 % der Länge und bei der Weißen Ratte 106 %. Die entsprechenden Zahlen für die Höhe sind 76,5 und 69 %. Die Hirne der Weißen Ratten sind also deutlich schlanker als die der Wanderratten. Auch dem ausgedehnten Zahlenmaterial von Sugita (1918), der gleichfalls die Hirnform von Weißen und Wanderratten miteinander verglich, entnehmen wir die gleichen Erkenntnisse.

Wir hatten nun aber festgestellt, daß in unserem Vergleichsmaterial die Hirne der Weißen Ratten durchschnittlich leichter waren, und man könnte eine Größenabhängigkeit dieser Formunterschiede annehmen. Sugita (1917/18) stellte aber fest, daß sowohl bei Wanderratten als auch bei Albinoratten mit fortschreitendem Wachstum die Hemisphärenlänge am stärksten zunimmt, die Gehirne also relativ schmaler und flacher werden. Die größeren bzw. älteren Gehirne sind also schlanker, eine Tatsache,

die auch von vielen anderen Tierformen bekannt ist (Krueg, 1878 bei Ungulaten; Ariens Kappers, 1928 beim Fischotter, ferner für Katze, Giraffe, Hirsch und Schwein; Manouvrier (nach Ariens Kappers 1928) für Gorilla; Coupin 1926, für Gorilla und Schimpanse und Herre und Stephan 1954, bei Hunden). Hier in der Domestikation sind die kleineren Gehirne der Weißen Ratte schlanker. Somit können die Unterschiede in der Hirnform nicht auf verschiedene Hirngröße zurückgeführt werden und wir sind berechtigt, eine echte Domestikationserscheinung anzunehmen. Ich möchte in diesem Zusammenhang darauf hinweisen, daß wir bei Füchsen die gleiche Erscheinung als eine Folge der Gefangenschaftshaltung erkennen können (Stephan 1954).

Über die Ursachen dieser Formänderung lassen sich noch keine sicheren Angaben machen, doch möchte ich hervorheben, daß Klatt (1921) aus Formveränderungen, besonders aus einer Verengerung der Hinterhirnhöhe des Hemisphäriums bei Hunden auf eine besonders starke Abnahme der Area striata schloß, eine Annahme, die sich durch unsere histologischen Untersuchungen bei Wild- und Hausschweinen bestätigen ließ. Wir erkennen daraus, daß sich funktionelle Veränderungen im Gehirn auch an der Oberfläche bzw. Hirnform ausprägen können. Dadurch gewinnen naturgemäß diese Proportionsvergleiche an Wert.

IV. Vergleich der Hirnoberflächen

a) Makroskopische Vorbemerkungen

Zur makroskopischen Orientierung mögen die Abb. 2a und 3a dienen. Es sei besonders auf die Fissura rhinalis in Abb. 2a aufmerksam gemacht. Wir sehen hier bei der Betrachtung des Rattengehirns von unten deutlich den hinteren Abschnitt dieser Furche (F. rh. p. der Abb. 2b), während der vordere Abschnitt (F. rh. a.), nur ganz rostral ausgeprägt ist. Diese Furche, bzw. ihre beiden Abschnitte sind für uns wichtig, weil sie bereits mit bloßem Auge die Grenze des Allocortex gegenüber dem Isocortex erkennen lassen. Spatz (1949) nennt daher diese Grenzfurche vom phylogenetischen Standpunkt aus Fissura palaeo-neocorticalis. Der Abb. 2a ist weiterhin zu entnehmen, daß bei der Betrachtung von unten beim Rattenhirn der Allocortex dominiert, während der Isocortex (Neocortex) nur einen schmalen äußeren Saum

darstellt. E. Simon¹ hat soeben gezeigt, daß bei vielen Säugtieren der Fissura rhinalis am Endocranium ein mehr oder weniger deutliches Jugum rhinicum entspricht. Bei der Ratte ist dieses Jugum allerdings nur sehr schwach ausgebildet.

Im übrigen zeigt die Abb. 2a deutlich den Verlauf des Tractus olfactorius lateralis und das Tuberculum olfactorium, dagegen tritt der Lobus pyriformis noch nicht so markant hervor, wie dies z. B. beim Kaninchen der Fall ist.

b) Die Gesamtoberfläche des Cortex (Allocortex plus Isocortex)

Von Interesse ist die Frage, ob bei gleich großen Gehirnen die Wanderratten oder die Weißen Ratten eine größere Cortexoberfläche haben². Abb. 1 zeigt, daß die Oberflächenwerte der

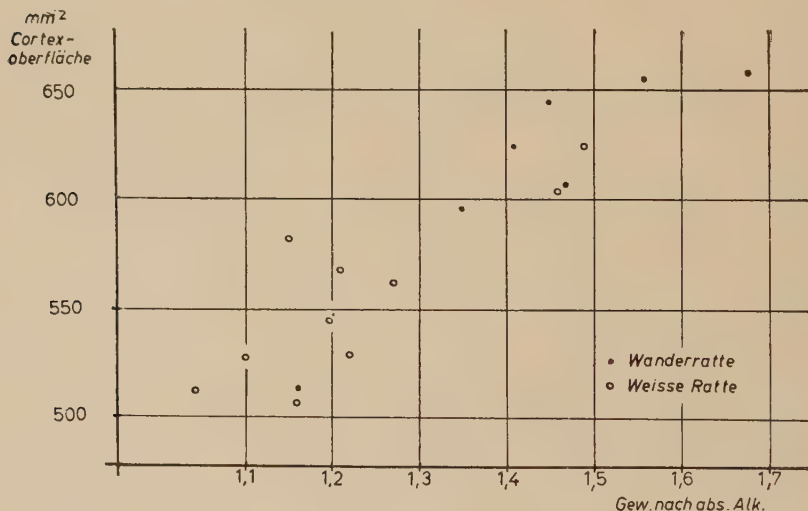


Abb. 1. Cortexoberflächen und Hirngewichte (nach absolutem Alkohol gemessen) bei Weißen und Wanderratten

Wanderrattengehirne im allgemeinen höher liegen. Diese Gehirne sind aber zumeist größer. Wo sich die Werte überschneiden, sind keine merklichen Unterschiede vorhanden. Bei gleicher Hirn-

¹ In einer im Druck befindlichen Arbeit aus dem veterinär-anatomischen Institut und dem Max Planck-Institut für Hirnforschung, beide in Gießen.

² Die Hirne der Wildschweine hatten trotz ihrer mehr rundlichen Form eine größere Cortexoberfläche als gleichgroße Hausschweinehirne, was nachweislich auf eine stärkere Furchung zurückzuführen war.

größe ist die Cortexoberfläche bei Weißen Ratten und Wanderratten etwa gleich.

Als ein Maß für die Entwicklungshöhe eines Gehirns wird oft die Ausbildung des Isocortex angesehen. Deswegen sollen die Anteile des Iso- und Allocortex am Gesamtcortex verglichen werden.

Tabelle 2

	Gesamt-cortex in mm ²	Iso-cortex in mm ²	%	Allo-cortex in mm ²	%
Wanderratte	303,34	140,28	46,25 ± 0,40	163,06	53,75 ± 0,40
Weißer Ratte	278,78	129,04	46,29 ± 0,26	149,74	53,71 ± 0,26

Die Anteile des Isocortex und Allocortex am Gesamtcortex sind bei Wanderratten und Albinos praktisch gleich. Die äußerst geringen Unterschiede haben keinerlei Bedeutung, zumal die Variationsbreite recht erheblich ist. Der mittlere relative Anteil des Allocortex von 53,75% setzt sich aus Werten zusammen, die zwischen 50,30 und 55,73 schwanken, der Wert der Weißen Ratte von 53,71% enthält Werte zwischen 51,85 und 56,47%.

Ratten haben also durchschnittlich 54% Allocortex und 46% Isocortex. Bei diesen niederen Nagern ist der Allocortex also absolut größer als der Isocortex, was auf die außerordentlich große Bedeutung dieses Hirnteils für diese Tiere hinweist.

Messungen Popoffs (1929) führen zu etwas andern Ergebnissen. Er gibt eine Oberfläche des Gesamtcortex von 374 mm² an (unser Maximum liegt bei 336 mm²), von der 190 mm² oder 51% auf den Isocortex und 184 mm² oder 49% auf den Allocortex entfallen. Die von Popoff gefundene größere Oberfläche, sowie die Verschiebung der relativen Anteile ist auf den unterschiedlichen Ort der Messung zurückzuführen. Popoff hat die Oberfläche der Rinde am äußern Rand der Lamina zonalis (I. Schicht) gemessen, während ich nach näher erläuterten Gesichtspunkten die Messung an der Oberfläche der II. Schicht vornahm. Dadurch muß naturgemäß Popoff höhere Werte erhalten. Die relative Verschiebung der Anteile von Iso- und Allocortex beruht auf der geringen freien Oberfläche der Ammonshornformation (bei Popoff 45,5 mm², bei mir 52,7 mm²) und darauf, daß vor allem im Semicortex die Zellschicht häufig nicht glatt verläuft, sondern einen wellenförmigen Verlauf nimmt, der natürlich bei der Messung der Lamina zonalis unberücksichtigt bleibt. Diese beiden Punkte entfallen beim Isocortex.

e) Die Oberflächen der Felder des Allocortex

Ausgedehntere Studien über die Felder des Allocortex bei einer Anzahl von Tieren liegen von M. Rose (1926) vor. Rose versuchte auch eine morphogenetische Gliederung des Allocortex, die von vielen Autoren übernommen wurde, und die ich als Einteilungsschema auch meiner Gliederung zugrunde legen möchte (Tabelle 3), ohne damit die Rose'schen Einteilungsprinzipien in jeder Hinsicht anzuerkennen.

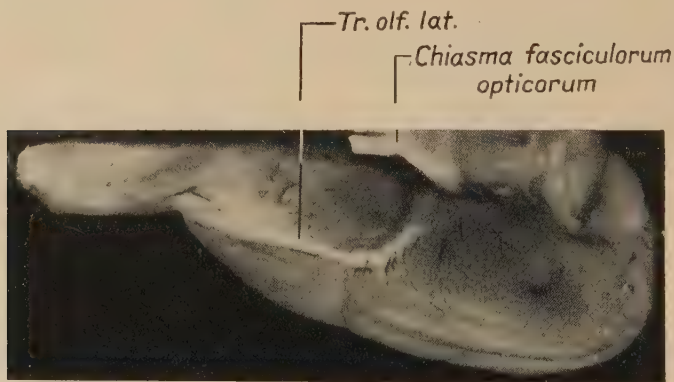


Abb. 2a. Ventrale Oberfläche des Rattengehirns

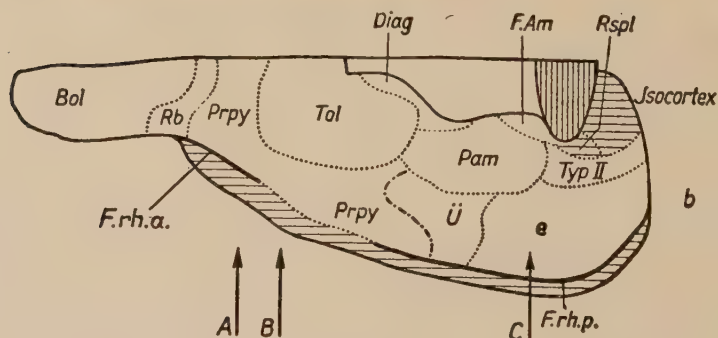


Abb. 2b. Cytoarchitektonische Gliederung der ventralen Allocortexgebiete
Schnittflächen sind senkrecht, Isocortex ist waagerecht schraffiert

Über den Allocortex der Ratte veröffentlichte Rose meines Wissens nichts. Hier liegt eine sehr schöne Gliederung von Popoff (1929) vor. Im Gegensatz zu Rose betrachtet dieser den Bulbus olfactorius und den Bulbus accessorius als ebenfalls zum Cortex gehörig und stellt sie zum Allocortex. Ich werde mich in meinen weiteren Ausführungen dieser Auffassung anschließen.

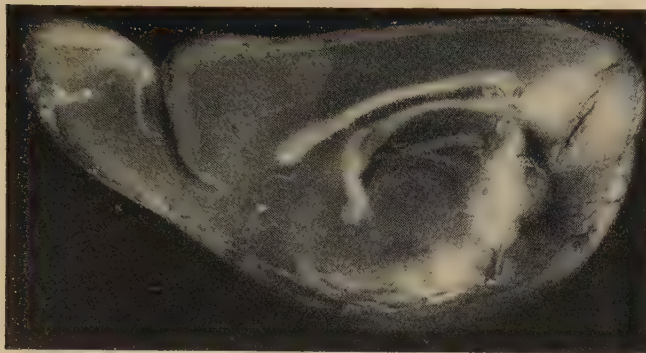


Abb. 3a. Mediale Oberfläche des Rattengehirns

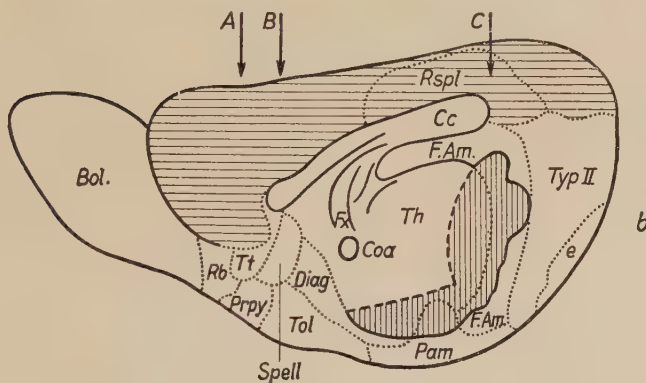


Abb. 3b. Cytoarchitektonische Gliederung der medialen Allocortexgebiete

Im großen und ganzen kann ich mich der von Popoff vorgelegten Gliederung anschließen, muß aber an einigen Stellen doch von ihr abweichen und zwar dort, wo sie nicht mit entsprechenden Grenzziehungen, wie sie Rose für eine ganze Zahl von anderen Tierformen gegeben hat, übereinstimmt. Ich habe nämlich die Rosesche Gliederung meinen zeitlich früher liegenden Untersuchungen an Füchsen zugrunde gelegt, und ich muß nun, um vergleichbare Werte zu erhalten, die Gesichtspunkte Roses auch auf meine Untersuchungen an Ratten übertragen. Dadurch ergeben sich im Vergleich zu Popoffs Gliederung an einigen Stellen Abweichungen in der Grenzziehung der Einzelfelder. Popoff weist in den meisten Fällen schon selbst auf die Unsicherheit der Zuordnung bei den fraglichen Feldern hin, so daß in grundsätzlichen Fragen keine Differenzen zwischen der Roseschen und der Popoffschen Gliederung bestehen.

Popoffs Typ Kn der Regio retrobulbaris betrachte ich als einen Teil der Regio praepyramiformis im Roseschen Sinne. Nach Popoff hat Kn solche strukturellen Besonderheiten, daß man das Feld als einen

Knoten betrachten kann, wo die Regio retrobulbaris, die Regio praepyriformis, die Taenia tecta und das Tuberculum olfactorium zusammentreffen. Popoffs Felder Pa und Pr, welche er als Übergangsfelder zwischen der Regio praepyriformis und der Regio periamygdalaris ansieht, stelle ich zur Regio praepyriformis, ebenso wie sein Feld Pam 1, welches von Rose bei anderen Tieren als Feld 51d zur Regio praepyriformis gerechnet wurde, da seine Beziehungen zum Mandelkernkomplex nur sehr lose sind. Die eben hervorgehobenen Übergangsfelder sind in der Abb. 2b mit \ddot{U} gekennzeichnet. Dies sind die hauptsächlichsten Abweichungen, die zwischen der Gliederung von Popoff und meiner nach den Gesichtspunkten Roses vorgenommenen Aufteilung bestehen.

Mit einer Darstellung und Beschreibung der Struktur der Einzelfelder möchte ich mich nicht aufhalten. Die Arbeit von Popoff ist hier kaum zu übertreffen und ich möchte auf diese verweisen. Popoff gibt eine genaue Darstellung der Feldergrenzen an Hand von Rekonstruktionen. Bei der Darstellung der Einzeltypen sind jedoch die Abbildungen der Schnitte so stark vergrößert, und im Zusammenhang damit die Bildausschnitte so gering, daß die Zusammenordnung der Felder innerhalb des Schnittes verlorengeht und die Orientierung erschwert wird. Ich werde deswegen an 3 Bildern zeigen, wie die Felder in Querschnitten zueinander liegen und wie deutlich schon bei geringen Vergrößerungen Typenunterschiede hervortreten.

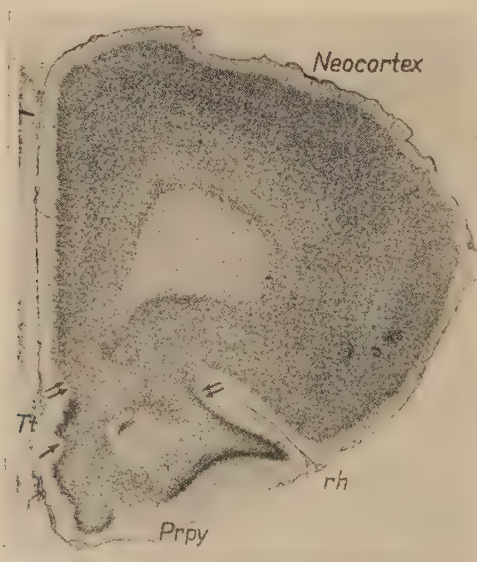


Abb. 4a. Frontalschnitt 340 vom Gehirn A 217. Die Schnittebene ist in Abb. 2 und 3 durch Pfeil A angedeutet



Abb. 4b. Frontalschnitt 390 vom Gehirn A 217. Die Schnittebene ist in Abb. 2 und 3 durch Pfeil B angedeutet

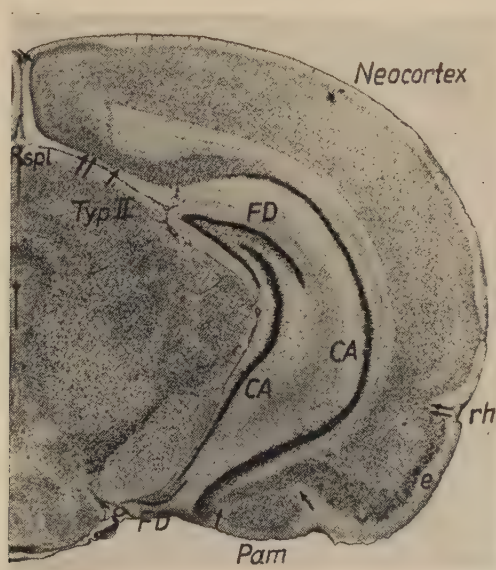


Abb. 4c. Frontalschnitt 595 vom Gehirn A 115. Die Schnittebene ist in Abb. 2 und 3 durch Pfeil C angedeutet

Vergrößerung der Abb. ca. 14fach linear. Der Übergang in den Neocortex ist durch Doppelpfeile angedeutet

Die Abb. 4a zeigt einen Schnitt, wie er sich vor dem Balken, die Abb. 4b wie er sich bald nach Beginn des Balkens darstellt. Die Rolle der Fissura rhinalis als Grenzfurche zwischen Palaeocortex und Neocortex wird deutlich. Letzteres gilt auch für die Abb. 4c, die einen Schnitt hinter dem Balkenende zeigt. Auf eine so weitgehende Aufgliederung, wie sie Popoff vornahm, habe ich bewußt verzichtet, da die spezifische Funktion feinerer Areale meist noch unbekannt und die Abgrenzung solcher Gebiete häufig nur schwierig und ungenau durchführbar ist. Über die Ausdehnung und Lage der von mir abgegrenzten Felder unterrichten die Abb. 2b und 3b. Folgende Abkürzungen wurden in Text und Abbildungen verwandt:

Bac	Bulbus accessorius	Fx	Fornix
Bol	Bulbus olfactorius	Pam	Regio periamygdalaris
CA	Cornu Ammonis	Prpy	Regio praepyriiformis
Cc	Corpus callosum	Rb	Regio retrobulbaris
Coa	Commissura anterior	rh	Fissura rhinalis
Diag	Regio diagonalis	Rspl	Regio retrosplenialis
e	Regio entorhinalis	Spell	Septum pellucidum
F.Am	Formatio Ammonis	Sub	Subiculum
FD	Fascia dentata	Th	Thalamus
F.rh.a.	Fissura rhinalis ant.	Tol	Tuberculum olfactorium
F.rh.p.	Fissura rhinalis post.	Tr.olf.lat.	Tractus olfactorius lat.
		Tt	Taenia tecta

Typ II Regionen des Schizocortex (Regio praesubicularis, Regio parasubicularis u. a.) außer der Regio entorhinalis

Ü Übergangsfeld zwischen Prpy und Pam

Zum Typ II sind nach Popoff die nicht zur Regio entorhinalis gehörenden Felder des Schizocortex zusammengefaßt, deren Zahl bei der Ratte 7 betragen soll. Auf eine so weitgehende Aufgliederung dieses Rindentyps wird hier verzichtet.

Da die ausgemessenen Absolutwerte stark von der Größe der Gehirne und von der bei der Bearbeitung auftretenden Schrumpfung abhängig sind, geben sie keinen Einblick in evtl. Unterschiede, die in der Zusammensetzung des Allocortex bei Weißen und Wanderratten bestehen. Auf eine Wiedergabe sei deswegen verzichtet.

Eine wesentlich bessere Vergleichsbasis sind die relativen Anteile der Einzelregionen am Gesamttallocortex. Für keinen dieser Anteile konnte nach sorgfältiger Prüfung eine Abhängigkeit von der Hirngröße festgestellt werden. Somit fällt der vorhandene Größenunterschied zwischen den Gehirnen der Weißen Ratten und der Wanderratten beim Vergleich der Relativzahlen nicht ins Gewicht, und eventuelle Rassen- und Domestikationsunterschiede werden nicht durch Größenunterschiede überdeckt oder ver-

wischt. Auch ein Geschlechtsunterschied konnte bei sorgfältiger Prüfung der Werte nicht festgestellt werden. So sind die in der Tabelle 3 zusammengestellten Relativwerte direkt miteinander vergleichbar.

Tabelle 3

Die relativen Anteile der Einzelregionen am gesamten Allocortex bei Wanderratten und Weißen Ratten

Region bzw. Feld	Wanderratten		Weiße Ratten		P-Werte	Grad d. Sicher.
	Anteil in %	Schwankungs- breite	Anteil in %	Schwankungs- breite		
1	2	3	4	5	6	7
Allocortex	100		100			
Bol	15,81 ± 0,33	(12,61 — 17,50)	15,32 ± 0,45	(11,91 — 17,98)	0,4	0
Bac	0,68 ± 0,03	(0,51 — 0,82)	0,61 ± 0,03	(0,45 — 0,78)	0,033	—
Semicortex	28,66 ± 0,35	(26,64 — 30,44)	29,73 ± 0,21	(28,59 — 31,85)	0,008	++
Prpy	14,04 ± 0,19	(13,29 — 15,36)	14,18 ± 0,19	(12,90 — 15,92)	0,62	0
Tol	5,91 ± 0,17	(5,00 — 7,08)	6,38 ± 0,09	(5,95 — 7,31)	0,01	+(+)
Pam	5,81 ± 0,14	(5,25 — 7,13)	6,01 ± 0,09	(5,35 — 6,67)	0,19	0
Spell	0,97 ± 0,03	(0,79 — 1,11)	0,98 ± 0,03	(0,79 — 1,28)	> 0,5	0
Diag	1,93 ± 0,03	(1,70 — 2,08)	2,18 ± 0,03	(1,98 — 2,39)	< 0,0002	+++
Schizocortex	13,33 ± 0,11	(12,43 — 14,23)	13,71 ± 0,13	(12,92 — 14,96)	0,03	+
e	7,33 ± 0,11	(6,66 — 8,05)	7,75 ± 0,08	(6,67 — 8,41)	0,0023	+++
Typ II	6,00 ± 0,12	(5,39 — 6,68)	5,96 ± 0,12	(5,17 — 6,98)	> 0,5	0
Holocort. II	41,52 ± 0,29	(39,43 — 43,63)	40,62 ± 0,33	(37,76 — 44,12)	0,05	—
Rb	4,34 ± 0,10	(3,80 — 5,24)	3,74 ± 0,12	(2,74 — 4,87)	0,0006	----
x-Streifen	0,98 ± 0,03	(0,86 — 1,27)	0,78 ± 0,03	(0,65 — 1,04)	< 0,0002	----
Form. Am.	36,20 ± 0,26	(34,25 — 37,70)	36,10 ± 0,31	(33,52 — 39,52)	> 0,5	0
CA	21,75 ± 0,18	(20,76 — 22,83)	21,75 ± 0,18	(20,35 — 23,44)	> 0,5	0
FD	10,60 ± 0,12	(9,61 — 11,38)	10,73 ± 0,15	(9,70 — 11,90)	0,5	0
Sub	1,85 ± 0,05	(1,57 — 2,26)	1,78 ± 0,05	(1,53 — 2,07)	0,19	0
Tt	2,00 ± 0,04	(1,92 — 2,16)	1,84 ± 0,04	(1,63 — 2,17)	0,008	----

Zusammengestellt wurden hier die Mittelwerte der gesamten Messungen und ihre absoluten mittleren Fehler. Dahinter steht in Klammern die Schwankungsbreite der Werte, aus denen sich der Mittelwert zusammensetzt. Ob die vorhandenen Differenzen in den Relativwerten für einen realen Unterschied ausreichen, sieht man den Zahlen nicht ohne weiteres an, und es ist zweckmäßig, eine der Methoden der variationsstatistischen Sicherung anzuwenden.

Ich bediene mich hierzu der von Patau (1943) erarbeiteten *t*-Tafeln. Der Grad der Sicherung wird dabei durch einen Wert *P* angegeben. Es bedeuten nach Patau:

$P > 0,05$: Es liegt kein ernsthafter Grund vor, die Differenz für mehr als ein reines Zufallsergebnis zu halten.

$0,05 > P > 0,01$: Mehr oder weniger starke Zweifel an der Nullhypothese sind begründet.

$0,01 > P > 0,0027$: Die Differenz ist (schwach) gesichert.

$0,0027 > P$: Die Differenz ist gut gesichert.

In der vorletzten Spalte sind die *P*-Werte aufgeführt, die über die Realität der Unterschiede zwischen den Mittelwerten der beiden verglichenen Formen Auskunft geben.

Um den Umgang mit den *P*-Werten zu erleichtern, ist in der letzten Spalte (7) der Grad der Unterschiede noch einmal zusammengestellt. Dabei bedeuten +++ bzw. --- = gut gesicherte Zu- bzw. Abnahme von der Wanderratte zur Weißen Ratte, ++ bzw. -- = schwach gesicherte Zu- bzw. Abnahme und + bzw. - = Unterschiede sind wahrscheinlich, aber nicht gesichert.

Wir entnehmen der Tabelle 3, daß im Allocortex der Ratte ca. 16—17% auf den Bulbus olfactorius einschließlich des Bulbus accessorius entfallen, 28—30% auf den Semicortex im Sinne *Roses*, 13—14% auf den Schizocortex und 40—42% auf den Holocortex bistratificatus (II).

Interessant wäre ein Vergleich dieser Allocortexwerte mit denen anderer Tierformen. Dieser Vergleich soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

Hier sollen uns in erster Linie die Unterschiede in der relativen Zusammensetzung des Allocortex bei Wanderratten und Weißen Ratten interessieren und die Frage, wieweit diese Unterschiede funktionell ausgedeutet werden können.

Aus den Spalten 6 und 7 der Tabelle 3 ergeben sich voll gesicherte Zunahmen der relativen Allocortexanteile von der Wanderratte zur Weißen Ratte für die *Regio diagonalis* und für die *Regio entorhinalis*. Eine schwach gesicherte Zunahme ist für das *Tuberculum olfactorium* zu verzeichnen. Voll gesicherte Abnahmen erkennen wir bei der *Regio retrobulbaris* und beim *x*-Streifen, schwach gesicherte bei der *Taenia tecta*. Eine wahrscheinliche aber nicht gesicherte Abnahme kann für den *Bulbus accessorius* angenommen werden. Beim *Bulbus accessorius* ist die Differenz der Mittelwerte zwar recht erheblich, doch ist die Schwankungsbreite dieser Werte ziemlich groß, so daß dadurch eine bessere Sicherung zunichte gemacht wird. Die *Ammonsformation* ist bei beiden Formen relativ fast völlig gleich (36,20 und 36,10%).

Wir sind also in der Lage, für eine Reihe von Feldern Unterschiede in ihrer relativen Größe bei Wanderratten und Weißen Ratten herauszuarbeiten. *St. Rose* (1927) betrachtet als Ausdruck der physiologischen Dignität eines Cortexteiles den Differenzierungsgrad seiner Rindenbezirke und seine Oberflächenausdehnung. Aus der Größe und Differenzierung eines Organes Rückschlüsse auf seine funktionelle Wertigkeit zu ziehen, hat sich in der Hirnforschung allgemein durchgesetzt. Ich möchte mich im folgenden dem anschließen.

Über die Funktion einzelner Teilgebiete des Allocortex ist leider nur sehr wenig Sicheres bekannt. Dieses liegt bei den paläocorticalen Anteilen¹ des Allocortex wohl an den sehr diffusen Verbindungen des Riechsystems, die Herrick (1933) hervorhebt. Das olfaktorische System soll nach Herrick nicht nur der Wahrnehmung des Geruches dienen, sondern auch als unspezifischer Aktivator für alle corticale Tätigkeit wirken und eine Erniedrigung der Reizschwelle oder Steigerung der Empfindlichkeit anderen Reizen gegenüber bewirken. Das olfactorische System greift somit in eine Vielzahl anderer Systeme ein. Darauf beruht nach Herrick die diffuse Verteilung der Fasern und die Schwierigkeit der einwandfreien Erfassung dieses Systems.

In den letzten 2 Jahrzehnten sind recht viele Untersuchungen vorgenommen worden, die mehr Licht in die z. T. unklaren Verhältnisse des Allocortex bringen sollten. Es soll versucht werden, die Funktionen der Teilgebiete des Allocortex dem derzeitigen Stand der Erkenntnisse zu entnehmen.

Dabei ist die Vielzahl der uns vorliegenden Veröffentlichungen nicht als gleichwertig zu betrachten. Die Frage nach der Funktion ist ja in erster Linie eine Frage nach den Bahnverbindungen zwischen den verschiedenen Zentren und nach der Leitungsrichtung in diesen Verbindungen. Nicht zu hoch eingeschätzt werden dürfen für funktionelle Erwägungen die Untersuchungen an Normalserien, da diese eine einwandfreie Verfolgung der Fasern nicht gestatten und vor allem keine Rückschlüsse auf die Leitungsrichtung in diesen Fasern zulassen. Wichtiger sind die experimentellen Methoden, von denen früher fast ausschließlich die Marchi-Methode angewandt wurde, während in neuerer Zeit hauptsächlich die Modifikation dieser Methode nach Swank-Davenport Anwendung findet. Die Marchi-Methode hat jedoch den Nachteil, daß mit ihr nur Degenerationen an markhaltigen Fasern nachgewiesen werden können, und nach Brodal (1947) im Riechsystem marklose Fasern eine nicht unbeträchtliche Rolle zu spielen scheinen. Dieser Nachteil wird mit der Silbermethode nach Glees (1946), mit der sich auch Terminaldegenerationen feststellen lassen, behoben.

Die Untersuchungen mit dieser Methode (sie sind noch nicht zahlreich) müssen deswegen verhältnismäßig hoch bewertet werden. Neben

¹ Man hielt den Allocortex lange Zeit ausschließlich mit dem Geruchssinn bzw. noch anderen der Nahrungsaufnahme dienenden Systemen, wie Geschmack, Tastsinn in der Mundgegend usw. verbunden. Besonders Brodal (1947) stellt aber heraus, daß die Ammonsformation (Hippocampus) nur sehr lockere Beziehungen zum Geruch hat. Diese Teile, die dem Archicortex, im Sinne Edingers entsprechen, können wir dem übrigen Allocortex, als Paläocortex (Edinger) zusammengefaßt, gegenüberstellen. Nur der Paläocortex scheint vorwiegend olfaktorisch zu sein. Bei der Betrachtung von der Basis überwiegen paläocorticale Anteile.

diese histologischen Untersuchungen zur Feststellung der Bahnverbindungen treten ergänzend die reizphysiologischen.

Auch für unser Studienobjekt, die Ratte, liegen Untersuchungen vor (Gurdjian, 1925; Kreiner, 1933, 1936; Swann, 1934, 1935; Rioch und Brenner, 1938; Brodal, 1947, 1948; Lashley und Sperry, 1943; Krieg, 1947). Wir können aber auch ohne größere Bedenken Befunde an Hirnen anderer Tierformen mit heranziehen, da wohl graduelle Unterschiede in der Zusammensetzung des Allocortex und seiner Verbindungen bestehen, aber keine prinzipiellen. Das Rhinencephalon ist zwar in seiner Größe der Teile, sowie in seinem relativen Anteil am Gesamtcortex vom Makrosmatiker bis zum Anosmatiker sehr variabel, aber in seinem Aufbau und seiner Zusammensetzung ist es sehr konservativ. Die Untersuchungen an näher verwandten Tieren sind zum Zwecke des Vergleichs anderen natürlich vorzuziehen.

V. Die Größenveränderungen im Hinblick auf die Funktion der Rindengebiete des Allocortex

Ich werde in den folgenden Abschnitten versuchen auf Grund der derzeitigen Erkenntnisse einiges über die Funktion der Teilgebiete des Allocortex auszusagen. Die aufgezeigten Größenunterschiede geben dann Einblick in die wahrscheinlichen funktionellen Verschiebungen des Allocortex von der Wanderratte zur Weißen Ratte.

a) Der Bulbus olfactorius (Bol)

Vergleichende Untersuchungen über die Größe der Bulbi bei Wanderratten und Weißen Ratten liegen von Donaldson und Hatai (1931) vor. Diese geben für Weiße Ratten verschiedenen Alters Bulbusgewichte von 0,011 bis 0,091 g und in der postembryonalen Entwicklung einen ziemlich gleichbleibenden relativen Anteil am Gesamthirn zwischen 2,3 und 4,4 % an. Bei den Wanderratten fanden sie absolute Bulbusgewichte von 0,049—0,106 g und relative Anteile am Gesamthirn zwischen 3,2 und 4,4 % ohne erkennbare Änderungstendenz bei zunehmendem Hirngewicht. Greifen wir aus dem bei Donaldson und Hatai gegebenen großen Zahlenmaterial einmal die zwischen 1,7 und 2,0 g schweren Gehirne beider Formen heraus und betrachten ihre Bulbusgewichte, so ergibt sich für Weiße Ratten durchschnittlich 0,055 g und für Wanderratten 0,073 g. Die vergleichbaren Relativwerte wären dann 2,9 und 3,95 % Bulbusanteil bei gleich großen Gesamthirnen. Die Abnahme der Bulbusgewichte von der Wanderratte zur Weißen Ratte beträgt demnach etwa 24,7 % bei gleich großen Gehirnen, also fast $\frac{1}{4}$. Bei gleicher Körpergröße ist der Unterschied zwischen den absoluten Bulbusgrößen natürlich noch erheblicher, da, wie ich weiter oben herausstellte, gleichschwere Weiße Ratten ein um etwa 9 % leichteres Gehirn haben.

Smith (1935) untersuchte die Volumenänderungen des Bulbus olfactorius und des ihm aufliegenden Bulbus accessorius nur bei den

Weißén Ratten, vergleicht also nicht. Er findet im Gegensatz zu Donaldson und Hatai gerichtete Verschiebungen in der Ontogenese. So steigt in seinem Material der relative Anteil des Bulbus olfactorius am Gesamthirn von 2,23 % bei neugeborenen auf etwa 4,90 % bei 90 Tage alten Tieren an, fällt dann erst langsamer, später sehr schnell wieder ab. Am Ende des 2. Jahres beträgt er noch 2,16 und am Ende des 3. Jahres noch 1,78 %, ist dann also relativ kleiner als beim Neugeborenen. Dieser Rückgang der Bulbusgröße ist auch absolut recht erheblich. Der absolute Höchstwert ist bei Weißén Ratten mit einem Jahr erreicht und liegt durchschnittlich bei 46,4 mm³. Setzte Smith diesen mit 100 % ein, so betrugen die Durchschnittswerte für 2 und 3 Jahre alte Tiere 44,5 % (20,57 mm³) und 35,3 % (16,35 mm³). Der Bulbus verliert also fast 2 Drittel seiner maximalen Größe.

Die Erkenntnisse von Smith können natürlich von Einfluß auf unseren Vergleich der ausgemessenen Oberfläche der Mitralzellschicht des Bulbus sein, da das Alter unserer Vergleichstiere nicht genau bekannt war. Ältere Tiere mit kleineren Bulbi werden geringere Oberflächen haben als etwa 1 Jahr alte und wir wissen nicht, ob unsere Vergleichstiere etwa gleiches Durchschnittsalter hatten. Alle Tiere waren jedoch ausgewachsen. Die möglichen Fehler werden aber durch 2 Tatsachen gemindert, und zwar 1. dadurch, daß die Oberfläche weniger stark schwankt als das Volumen bzw. Gewicht und 2. durch einen weiteren Befund von Smith (1935), der in diesem Rahmen verdient hervorgehoben zu werden.

Nach Smith erfahren in der Altersinvolution vor allem die Außenschichten des Bulbus (1,2 und 3 der Abb. 5) eine Minderung. Somit sind die Schwankungen der Oberflächen der inneren Schichten sicherlich recht gering, denn gerade die Außenschichten machen die Hauptmasse des Bulbusvolumens aus. Die von uns vermessene Mitralzellschicht gehört zu den weniger in Mitleidenschaft gezogenen. In meinem Material konnte ich in keinem Fall eine altersbedingte Atrophie der Außenschichten des Bulbus feststellen.

Zusammenfassend läßt sich sagen daß der Bulbus bei Wanderratten größer ist als bei den Weißén Ratten und daß seine Größe sehr variabel ist. Von dieser Variabilität wird jedoch das von anderen Autoren gemessene Gewicht bzw. Volumen des Bulbus weit stärker beeinflußt als die von uns gewonnenen Oberflächenwerte der Mitralzellschicht.

Die Mitralzellschicht wurde ausgemessen, weil sie die deutlichste und am schärfsten konturierte des Bulbus ist. Auch gelingt es mitunter nicht, den Bulbus völlig unbeschädigt zu präparieren, so daß die Nervenfaserschicht und evtl. auch die Glomerularschicht beschädigt ist. Die Mitralzellschicht war in allen Fällen unversehrt. Dann macht sich in dieser Schicht die von Smith (1935) belegte starke Größenabnahme des Bulbus im Alter nicht in so hohem Maße bemerkbar wie in weiter peripher liegenden Schichten, und schließlich hofften wir, in dieser

Schicht einen guten Ausdruck für die physiologische Größe des Bulbus zu bekommen, da sie eine mittlere Lage und funktionell eine hohe Bedeutung hat.

Es überrascht nun, wenn trotz der von Donaldson und Hatai (1931) belegten deutlichen Abnahme der durchschnittlichen Bulbusgröße von der Wanderratte zur Weißen Ratte die Oberfläche der Mitralzellschicht sich nur wenig ändert, wie dieses in der Verhältniszahlen meiner Tabelle 3 zum Ausdruck kommt. Nach unseren Messungen beträgt die durchschnittliche Oberfläche der Mitralzellschicht im Bulbus der Wanderratte 25,87 mm² und in dem der Weißen Ratte 23,01 mm². Der Unterschied beträgt somit etwa 12 %. Bei gleich großen Gehirnen ergeben sich aus den weiter oben hervorgehobenen Werten von Donaldson und Hatai aber Gewichtsunterschiede von ca. 25 % im Bulbus von Weißen und Wanderratten. Nun sind in unserem Material die Hirne der Wanderratten aber noch beträchtlich schwerer als die der Weißen Ratten, so daß hier die durchschnittlichen Unterschiede bei einem Vergleich der Bulbusgewichte noch größer sein würden. Es wurde schon erwähnt, daß die Oberflächen geringer als die Volumina abnehmen, aber die starken Differenzen zwischen den Gewichtsmessungen von Donaldson und Hatai und unseren eigenen Oberflächenmessungen lassen sich allein dadurch nicht erklären. Die von Smith aufgezeigten Bulbusrückbildungen im höheren Alter könnten ebenfalls einen geringen Einfluß auf die Messungen haben, denn es ist wohl möglich, daß unsere Wanderratten im Durchschnitt älter waren als die Weißen Ratten¹.

Die geringen von uns gefundenen Oberflächenunterschiede trotz starker Gewichtsunterschiede im Bulbus von Weißen und Wanderratten haben ihren Grund sicherlich in einer anderen Tatsache, nämlich in einem von Smith (1928) aufgedeckten Unterschied in der Zellzahl. Danach haben Wanderratten im Bulbus eine viel größere Zahl von Körnerzellen (Granularzellen), während Weiße Ratten eine größere Zahl von Mitralzellen haben, doch sind hier

¹ Ich möchte jedoch nicht versäumen, darauf hinzuweisen, daß bisher noch nicht geklärt ist, ob Wildtiere von dieser Bulbusrückbildung ebenso stark betroffen werden wie domestizierte Lebewesen. Bisher ist dieses Phänomen von Smith (1935) nur für die Weiße Ratte und für den Menschen nachgewiesen worden.

die Unterschiede nicht so erheblich¹. Die Unterschiede in der Zahl der Körnerzellen sind beträchtlich und liegen außerhalb der Fehlergrenzen.

Der Bulbus der Wanderratten benötigt somit einen großen zentralen Raum zur Unterbringung der Körnerzellen, aber eine kleine Oberfläche, da nur relativ wenig Mitralzellen vorliegen. Umgekehrt liegen dagegen die Verhältnisse beim Bulbus der Weißen Ratte. Hier wird für die zahlreicheren Mitralzellen eine größere Oberfläche, für die relativ wenigen Körnerzellen jedoch ein geringeres Volumen benötigt. Nun gibt es geometrisch einen sehr einfachen Weg, beiden Forderungen gerecht zu werden. Der zentrale Raum des Bulbus der Wanderratte müßte mehr kugelförmig, der der Weißen Ratte mehr gestreckt sein. In der Kugelform ist großes Innenvolumen mit verhältnismäßig kleiner Oberfläche verbunden, während bei einer gestreckten Form gerade umgekehrte Verhältnisse geschaffen werden können. Betrachten wir daraufhin unsere Querschnitte, so ist es außerordentlich überraschend, in welchem hohem Maße diese Annahme wirklich zutrifft.

Die Abb. 5 zeigt jeweils den 140. Schnitt vom Anfang des Bulbus (bei 20 Mikron also 2,8 mm von der Spitze des Bulbus entfernt). Die dicken Linien (4) sind die Umrißlinien der Mitralzellschicht, wie sie in Querschnitten zutage treten. Bei 20facher Vergrößerung ist die Konturenlänge bei der Wanderratte W 142 rechts 136 mm und links 128 mm, bei der Weißen Ratte A 223 rechts 132 mm und links 130 mm. Die Oberflächen der Mitralzellschicht sind in diesen Querschnitten also annähernd gleich und auch die ermittelten Gesamtoberflächen dieser Schicht stimmen fast überein (W 142 rechts 27,60 mm², links 27,18 mm²; A 223 rechts 27,16 mm², links 26,78 mm²). Wie verhalten sich nun die zentralen Flächen der dargestellten Querschnitte? Das Wildtier hat in der angegebenen Vergrößerung eine Querschnittsfläche zentral von der Mitralzellschicht von 927,5 mm², die Weiße Ratte aber nur von 785 mm².

Während die Oberflächen der Mitralzellschichten bei Weißen und Wanderratten annähernd übereinstimmen, sind die von ihnen eingeschlos-

¹ Smith (1928) sah jedoch auch die Zellen der Regio retrobulbaris als Mitralzellen an. Da sie in seine Zählungen einbegriffen sind, wie sich aus einer Richtigstellung bei Smith (1935) ergibt, können aus seinen Mitralzellzählungen keine bindenden Schlüsse gezogen werden. Da jedoch gerade die Retrobulbaris nach unseren Messungen bei den Weißen Ratten reduziert ist, gewinnen die von ihm aufgedeckten Unterschiede doch wieder an Wahrscheinlichkeit.

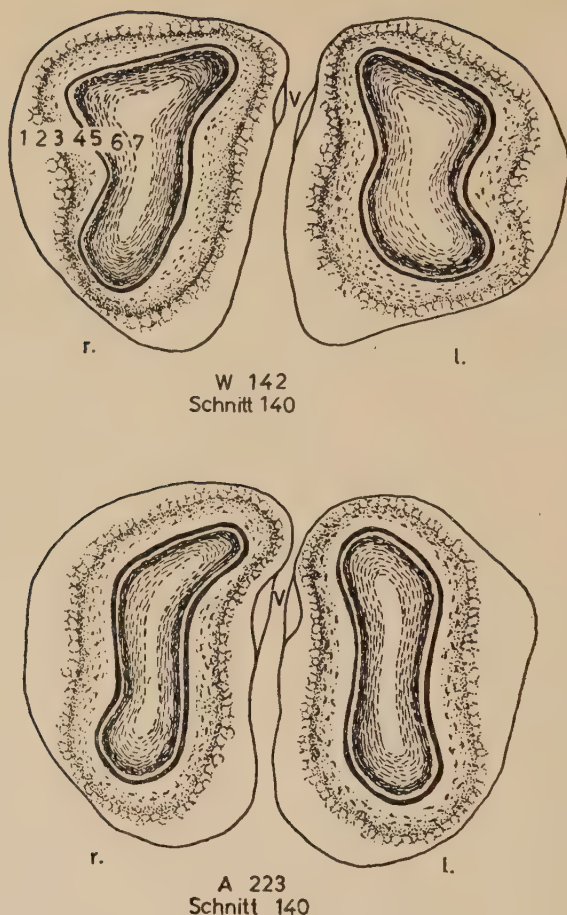


Abb. 5. Querschnitte durch den Bulbus olfactorius bei der Wanderratte W 142 und der Weißen Ratte A 223. 1 Nervenfaserschicht, 2 Glomerularschicht, 3 äußere plexiforme Schicht, 4 Mitralzellschicht, 5 innere plexiforme Schicht, 6 Schicht der Körner und Bündel weißer Substanz, 7 Ependymschicht, v Nervus vomeronasalis

senen zentralen Bulbusvolumina bei den Weißen Ratten deutlich geringer.

Hauptsächlich darauf dürften die unterschiedlichen Abnahmen zurückzuführen sein, die sich bei Bulbuswägungen und Mitralzellschichtmessungen ergeben. Die Abb. 5 zeigt deutlich, daß die geforderten Formunterschiede wirklich vorhanden sind. Es handelt sich nicht um besonders ausgesuchte Extremformen, sondern die aufgezeigten Unterschiede sind mit geringen Abweichungen durchgängig.

Aber auch für die Unterschiede in der Form der Querschnittskonturen der Mitralzellschicht gibt es noch eine andere Erklärungsmöglichkeit. Nach einer Abbildung, die Smith (1935, S. 484) von Bulbusquerschnitten bei Weißen Ratten verschiedenen Alters gibt, wird der Querschnitt bei Tieren bis zu einem Jahr deutlich höher und schmaler, während der Bulbusquerschnitt beim zweijährigen Tier in Verbindung mit der Rückbildung der äußeren Schichten wieder niedriger und breiter ist. Davon ist auch die Form der Mitralzellschicht betroffen. Wir können nicht ausschließen, daß die Wanderratten durchschnittlich älter waren, und so könnte man versucht sein, die aufgezeigten Unterschiede auf ein verschiedenes Durchschnittsalter der verglichenen Formen zurückzuführen. Dagegen spricht jedoch, daß wir in keinem Fall an unserem Material eine deutliche Rückbildung der äußeren Schichten erkennen konnten und daß unsere wahrscheinlich älteste Wanderratte (W 141) einen schlankeren Bulbusquerschnitt hat als eine der jüngsten (W 140). Auch sprechen die durchgängigen Unterschiede dagegen. Dann möchte ich nochmals betonen, daß bisher durch nichts nachgewiesen ist, daß die Bulbusrückbildung bei Wildtieren ebenso stark ist wie bei Haustieren.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Wir wissen aus den Untersuchungen von Donaldson und Hatai, daß (trotz der geringen Unterschiede in unseren eigenen Oberflächenmessungen) der Bulbus olfactorius vom Wild- zum Haustier eine deutliche Abnahme seiner Größe (nach Gewicht oder Volumen bemessen) erfährt. Bau und Funktion des Bulbus sind jedoch zu komplex, um aus dieser Größenabnahme ohne weiteres auf eine allgemeine geringere Funktion schließen zu können. Ja, der Bulbus ist mit seinen soeben eröffneten Verhältnissen geradezu ein Schulbeispiel dafür, wie wenig man ohne eine feinere Analyse aus reinen Gewichtsmessungen ablesen kann. Der Bulbus nimmt an Gesamtgröße erheblich ab, und dennoch scheinen gewisse Teilfunktionen nicht nur relativ, sondern sogar absolut zuzunehmen (letzteres setzt voraus, daß die Smithschen Zellzählungen sich bei einer Nachprüfung bestätigen). Funktionelle Aussagen dürfen nur unter diesen Gesichtspunkten vorgenommen werden.

Aber die von Smith aufgedeckten Unterschiede in der Zellzahl werden uns noch etwas länger beschäftigen und im Zusammenhang damit die Pars anterior der Commissura anterior.

Die durch den Nervus olfactorius von der Riechschleimhaut kommenden Erregungen sind offenbar nicht die einzigen, die den Bulbus olfactorius erreichen. Sicherlich kommen auch vom Bulbus der Gegenseite Fasern, die durch das vordere Glied (Pars

anterior) der vorderen Commissur (Commissura anterior) verlaufen. Ursprung und Endigung dieser Fasern ist jedoch umstritten.

Es gibt hauptsächlich drei Anschauungen. Für eine direkte Verbindung von Bulbus zu Bulbus sprechen die Befunde von Cajal (1901, 1911), Probst (1901), Wallenberg (1902), Edinger (1908), Gurdjian (1925), Loo (1931), Young (1936), Humphrey (1936), Fox und Schmitz (1943) und Fox, Fisher und Desalva (1948). Diese Befunde sind jedoch zum Teil unsicher, da sie an Normalserien erarbeitet wurden und so keine klare Entscheidung zulassen oder häufig bei experimentellen Arbeiten eine Mitverletzung der Regio retrobulbaris nicht ausgeschlossen werden konnte. Die neuesten Untersuchungen der Terminaldegenerationen mit Hilfe der Silbertechnik von Glees (1946), die von Le Gros Clark und Meyer (1947) und Meyer und Allison (1949) durchgeführt wurden, sprechen aber ebenfalls für diese Verbindung von Bulbus zu Bulbus.

Nach einer anderen Ansicht, die von Loewenthal (1897), van Gehuchten (1904) [nach Fox und Schmitz (1943)] und Elliot Smith (1909) vertreten wird, kommen die Fasern nur von der Regio retrobulbaris (Nucleus olfactorius anterior) der einen Seite und verlaufen zum Bulbus der Gegenseite. Diese und eine weitere 3. Anschauung, die Young (1942) vertritt, nämlich allein eine Verbindung zwischen den beiden Retrobulbarisregionen anzunehmen, sind nach den neueren Untersuchungen unwahrscheinlich. Die Experimente Youngs am Kaninchen sind von Le Gros Clark und Meyer am selben Tier wiederholt worden, und diese fanden Terminaldegenerationen nur im Bulbus und nicht in der Regio retrobulbaris.

Nach dem derzeitigen Stand der Erkenntnisse sind also die beiden Bulbi durch direkte Fasern miteinander verbunden, ein Ergebnis, das im Rahmen unserer weiteren Ausführungen von großer Wichtigkeit ist. Die verbindenden Fasern bilden die interbulbäre Komponente der Pars anterior der vorderen Commissur. Wahrscheinlich bestehen darüber hinaus auch Verbindungen von der Regio retrobulbaris der einen Seite zum Bulbus der Gegenseite.

Über die Funktion der interbulbären Fasern der vorderen Commissur ist nichts Sicheres bekannt. Es gibt wohl einige Angaben, die über eine vermeintliche Funktion der Pars anterior dieser Commissur etwas aussagen, aber die Pars anterior umfaßt sehr viel mehr als nur die interbulbären Fasern.

Es bestehen in ihr auch commissurale Fasern zwischen den Retrobulbarisregionen, Prae-pyriformisregionen und den Tubercula olfactoria beider Seiten, die sich mit den interbulbären

Fasern zum Tractus olfactorius intermedius zusammenschließen. Dieser bildet dann die Pars anterior der vorderen Commissur. Als interbulbäre Komponente der Pars anterior möchte ich nur den Teil bezeichnen, der wirklich von einem Bulbus zum anderen geht. Somit ist die interbulbäre Komponente mehr ein funktioneller Begriff als ein anatomisch klar abgrenzbarer Bezirk, denn nach Fox und Schmitz (1943) bilden die degenerierten Fasern kein Bündel, sondern liegen zerstreut in der Pars anterior.

Angaben über eine mögliche funktionelle Bedeutung der Pars anterior finden wir bei Swann (1934), Le Gros Clark und Meyer (1947), Meyer und Allison (1949) und bei Waldvogel (1945). Nach Swann scheint das vordere Glied der vorderen Commissur für das Geruchsunterscheidungsvermögen entscheidend zu sein. Le Gros Clark und Meyer und Meyer und Allison greifen diesen aus experimentellen Untersuchungen erschlossenen Befund auf und bringen ihn mit einer von ihnen bei Kaninchen und Affen aufgedeckten Komponente, die durch den Tractus olfactorius intermedius vom Bulbus zum Kern der Stria terminalis und zum zentralen Mandelkern verläuft, in Verbindung. Nach Meyer und Allison stehen die physiologischen Befunde von Heß und Müller (1946) bei Katzen damit in Übereinstimmung. Auch Fox, Fisher und Desalva (1948) greifen den obigen Gedanken von Le Gros Clark und Meyer auf und beziehen ihn auf ihre Befunde bei Affen. Wir können also annehmen, daß die von Swann erschlossene Funktion des Geruchsunterscheidungsvermögens an die vom Bulbus zum Kern der Stria terminalis ziehenden Komponente gebunden ist.

Nach Waldvogel bestehen Reizerfolge nach Reizung der Pars olfactoria (= Pars anterior) vorwiegend in Gebaren in Mund- und Nasengegend (Gesichtsmotorik, Schlucken, Schnuppern), in vegetativen Symptomen wie Harn- und Kotabgang und in Zeichen allgemeiner Umstimmung, wie Erregung und Müdigkeit. Das Symptom des „Umherschauens“ ist nach Waldvogel wahrscheinlich ein spezifischer Reizeffekt der Pars anterior und stellt eine Reaktion auf einen Geruchsreiz dar. Für die übrigen Reaktionen nimmt er eine Mitreizung der um die vordere Commissur gelegenen Zwischenhirngebiete an.

Welche Komponente der Pars anterior für die Erscheinung des Umherschauens zuständig ist, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. Die Funktion des Umherschauens wird aber sicherlich an Komponenten gebunden sein, die mit Gebieten in Verbindung treten, welche Fasern zu motorischen Zentren weiterleiten, und deren Reizung ebenfalls motorische Effekte ähnlicher Art ergibt. Ein solches Gebiet finden wir z. B. im vorderen Teil der palaeocorticalen Rinde, der u. a. die Regio retrolubaris und die Regio praepyramidalis einschließt. Diese Gebiete sollen nach Young (1936) durch das mediale Vorderhirnbündel Fasern zum Hypothalamus und zum Tegmentum abgeben und so u. a. die Verbindung zu motorischen Zentren herstellen und andererseits wurden von Rioch und Brenner (1938) bei Reizung dieser Gebiete

schnüffelnde Bewegungen bemerkt. So möchte ich annehmen, daß die den vorderen Palaeocortex verbindenden Komponenten der vorderen Commissur für die von Waldvogel aufgedeckte Reaktionsweise zuständig sind. Sicherlich nicht in diesen Effekt des Umherschauens einbezogen ist die interbulbäre Komponente. Für diese Komponente konnten meines Wissens bisher noch keine funktionellen Angaben gemacht werden.

Wir haben daran gedacht, der interbulbären Komponente der vorderen Commissur Leitungsfunktionen zum Zwecke der Geruchslokalisierung zuzusprechen. Dagegen spricht nicht das Fehlen einer räumlich gegliederten Anordnung der Fasern in der vorderen Commissur, wie es von Fox und Schmitz (1943) herausgestellt wurde, da der Geruchssinn als chemischer Sinn keiner räumlichen, sondern eher einer sehr guten quantitativen Unterscheidungsfähigkeit bedarf, um feinste Konzentrationsunterschiede feststellen zu können. Aber dies ist wegen der engen Stellung der Nasenöffnungen sehr unwahrscheinlich. Feststellung einer Reizquelle scheint beim Geruch nur durch stärkere Ortsbewegung, unabhängig vom monorhinalen oder birhinalen Riechen möglich zu sein. Auch Herrick spricht sich in diesem Sinne aus, indem er dem Geruchssinn jegliche direkte lokalisatorische Fähigkeit abspricht.

Waldvogel scheint an eine lokalisatorische Fähigkeit zu denken, wenn er annimmt, daß unter physiologischen Verhältnissen das Riechzentrum einer Seite stärker oder früher erregt werden kann als das der anderen. „Die Reaktion auf ein solches Geschehen müßte in einer Zu- oder Abwendung von der Geruchsquelle bestehen. Tatsächlich hat Parker (1910) bei Fischen nach Verklebung einer Riechöffnung ein Kreisen vorwiegend nach der Seite der ungehinderten Geruchsperception gesehen“ (1950, S. 14).

Im normal-physiologischen Geschehen dürfte jedoch dieser Fall kaum in Betracht kommen.

Interessant wäre in diesem Zusammenhang Weiße Ratten auf ihr Bewegungsgebaren zu untersuchen um festzustellen, ob auch hier Tiere mit einseitigen Bulbusverkümmern, die ja nach Smith (1935) relativ häufig vorkommen, Bewegungsanomalien zeigen.

Für die Funktion der interbulbären Komponente der vorderen Commissur scheinen mir die Ergebnisse der Untersuchungen von Elsberg und Mitarbeitern (1935) von Bedeutung zu sein. Elsberg stellte beim Menschen fest, daß bei birhinalen Riechen eine Summation der Impulse von beiden Riechschleimhäuten stattfindet. Er meint, daß wie beim binokularen Sehen und wahrscheinlich auch beim binauralen Hören, das birhinale Riechen ein wesentlicher Vorteil für das Individuum ist.

Ich möchte annehmen, daß die funktionelle Aufgabe der interbulbären Komponente in der von Elsberg aufgedeckten par-

rischen Systems von großer Bedeutung zu sein:
1. Eine Anhäufung von Körnerzellen in der inneren Granularschicht und 2. eine möglichst starke interbulbäre Komponente.

Wenn ich nun daran erinnere, daß Smith (1928) bei den Wanderratten eine sehr viel größere Zahl von Körnerzellen fand als bei den Weißen Ratten, so bedeutet das, daß die Wanderratte feinere oder besser gesagt geringere Geruchsreize noch wahrnehmen kann als die Weiße Ratte. Wir müßten nun eigentlich bei den Wanderratten auch eine stärkere interbulbäre Komponente der vorderen Commissur erwarten, wenn sie, wie ich annehme, ebenfalls der Reizsummation dient.

Eine Untersuchung der Stärke dieser Komponente stößt jedoch auf erhebliche Schwierigkeiten, da sie mit vielen Fasern des Tractus olfactorius intermedius vermischt und von diesen nicht zu trennen ist. Wir wollen trotzdem, um einen Anhaltspunkt zu gewinnen, das ganze vordere Glied der vorderen Commissur ausmessen, von dem diese Komponente bei der Ratte sicherlich einen beträchtlichen Teil ausmacht. Am besten und sichersten wären wohl Faserzählungen, und es ist geplant, diese mit geeigneter Methode bald nachzuholen.

An unseren Schnittserien wurde vorerst eine Ausmessung der vom Bulbus ableitenden Faserbündel durch einfache Querschnittsmessungen durchgeführt.

In einem bestimmten Intervall, in dem die beiden großen ableitenden Faserzüge (Tractus olfactorius lateralis und intermedius) scharf begrenzt waren, wurden die Querschnitte dieser Bahnen bei 100facher linearer Vergrößerung (= 10000fache Flächenvergrößerung) gezeichnet und die Flächen mit Hilfe des Planimeters ausgemessen.

Die rostralen Teile des Tractus olfactorius intermedius sind nicht scharf abgegrenzt und erst kurz nach Beginn des Tuberculum olfactorium formiert sich das Bündel in Querschnitten zu einer scharf konturierten Fasermasse. Von diesem Punkt ab unternahm ich Querschnittsmessungen. Diese Stelle ist vom Durchtritt der Commissur durch die Mittelebene durchschnittlich 2,4 mm entfernt. Der Querschnitt der Faserbahn zeigt zunächst eine Verringerung zur Commissur hin, die etwa auf halbem Wege ihr Maximum erreicht und hier etwa 25 % beträgt. Ich möchte diese Querschnittsabnahme aber eher auf eine stärkere Konzentrierung der Fasern, als auf eine Abgabe von solchen zurückführen. Dann nimmt der Querschnitt als eine Folge der Richtungsänderung des Faserverlaufs wieder zu. Die Fasern beginnen hier zur Mittelebene einzubiegen. Gemessen wurde der Querschnitt an jedem 10. Schnitt anfangen von jenem Punkt, an dem das Bündel erstmalig scharfe Konturen zeigt, bis zu einer Ebene, wo die Querschnittswerte plötzlich ganz stark nach oben schnellen als Folge des Umbiegens zur

Mittelebene hin. Die dazwischenliegenden Messungen wurden summiert und ein Mittelwert gezogen. Es handelt sich fast stets um 10 Messungen. Den Mittelwert möchte ich als mittleren ableitenden Querschnitt des Tractus olfactorius intermedius bezeichnen. Er schwankt zwischen 0,147 und 0,198 mm² bei den Wanderratten und zwischen 0,093 und 0,192 mm² bei den Weißen Ratten.

Die absoluten Zahlen sind stark von der Schrumpfung, der Größe des Gehirnes und anderen Daten abhängig und geben deswegen noch keinen klaren Einblick in eventuell bestehende Unterschiede. Aufschlußreicher ist der relative Anteil, den der Tractus olfactorius intermedius an den gesamten vom Bulbus ableitenden Fasermassen hat. Zur Ermittlung dieses Anteiles wurde in der gleichen Weise der Tractus olfactorius lateralis ausgemessen. Die erste Messung wurde dort durchgeführt, wo der Tractus sich von der dorsalen und ventralen Oberfläche zurückgezogen hat und ganz auf die laterale Oberfläche beschränkt ist. Die letzte Messung liegt in Höhe des kaudalen Endes des Tuberculum olfactorium. Dazwischen liegen bei Ausmessung jedes 10. Schnittes 18—20 Messungen, aus denen wieder der Mittelwert als mittlerer ableitender Querschnitt des Tractus olfactorius lateralis betrachtet wird. Der Tractus selbst verliert auf dieser Strecke etwa die Hälfte seines Querschnittes, was teils auf eine stärkere Konzentrierung der Fasern, teils auf Faserabgabe zurückzuführen ist.

Betrachten wir den gesamten ableitenden Querschnitt des Bulbus, der aus den mittleren Querschnitten beider Tractus besteht, und berechnen die relativen Anteile der einzelnen Bahnen am gesamten ableitenden Querschnitt, so ergibt sich, daß bei der Wanderratte auf den Tractus olfactorius lateralis durchschnittlich 47,8 % (44,7—51,5) entfallen und dementsprechend 52,2 % auf den Tractus olfactorius intermedius und bei der Weißen Ratte 53,2 % (50,7—55,1) auf den lateralen und 46,8 % auf den intermediären Tractus.

Der Tractus olfactorius intermedius ist also bei den Wanderratten durchschnittlich stärker ausgebildet. Wenn wir auch nicht mit Sicherheit sagen können, daß es die interbulbäre Komponente ist, die diese stärkere Ausbildung bewirkt, so ist zumindest doch ihre Mitwirkung anzunehmen.

Wir können auf Grund der dargestellten Befunde annehmen, daß die Wanderratte mit ihrer (von Smith aufgedeckten) größeren Zahl von Körnerzellen¹ und dem (von uns gefundenen) stärkeren Tractus olfactorius intermedius in der Lage ist, an-

¹ Einen Rückgang der Verkörnelung in der Domestikation konnten wir auch in körnerreichen isocorticalen Rindengebieten (Regio retrosplenialis, Area striata) beim Schwein nachweisen (Stephan 1951).

kommende Geruchsreize besser zu summieren bzw. zu verstärken und somit geringere Geruchsreize in die Zentralorgane weiterzuleiten und sinnlich wahrzunehmen. Die Schwellenwerte liegen bei der Wanderratte sicherlich niedriger als bei der Weißen Ratte.

Welche Bedeutung hat das nun für das Tier selbst? Vergleichen wir einmal Wanderratte und Weiße Ratte in ihrer Umwelt, so müssen wir feststellen, daß die Wanderratte in ihrem Lebensraum auf ein feines Riechvermögen viel stärker angewiesen ist als die Weiße Ratte. Sie ist weitgehend ein Dämmerungstier, so daß die Wirksamkeit des Auges zur Nahrungsfindung eingeschränkt ist. Das Auge ist recht klein. Die Nase hat die bedeutende Aufgabe, das Tier zur Nahrung zu leiten und vor Gefahren zu warnen. Für Nahrungsfindung und Reaktion auf Gefahren ist es von sehr großer Wichtigkeit, daß möglichst geringe Geruchsquantitäten noch wahrgenommen werden. Für die Wanderratte ist das Wahrnehmungsvermögen möglichst feiner Gerüche lebensnotwendig.

Nicht ganz in diese Anschauung hinein paßt der starke Rückgang der Bulbusgröße nach dem 1. Lebensjahr, der ja von Smith (1935) auf einen Ausfall der Riechnervenfasern zurückgeführt wurde, doch ist dieser bislang für die Wanderratte nicht nachgewiesen.

Ganz anders sind die Lebensverhältnisse der Weißen Ratte. Diese ist ein ausgesprochenes Käfigtier. Das Problem der Nahrungssuche und das Meiden von Feinden spielt für sie keine Rolle. Eine Katze wird von ihr höchstens durch den Käfig hindurch interessiert beschnüppert. Der Geruch verliert als Such- oder Warnreiz seine hohe Bedeutung, behält sie aber sicherlich für Nahrungsunterscheidungs- und Geschlechtsfunktionen. Bei den letzten beiden Funktionen sind aber bei Käfighaltung durch die unmittelbare Anwesenheit der Nahrung und des Geschlechtspartners starke Geruchsreize vorhanden, so daß die Organe, die für eine Aufnahme sehr geringer Geruchsreize ausgebildet sind, ihren hohen Wert verlieren und reduziert werden können. Die Teile des Riechhirnes, die ganz oder vorwiegend der Geruchsunterscheidung, der Weiterleitung und Koppelung der Geruchsreize mit anderen Reizen dienen, werden jedoch weiterhin beansprucht.

Nicht näher eingehen will ich auf den nicht voll gesicherten Befund von Smith (1928), der besagt, daß die Weiße Ratte mehr Mitralzellen hat als die Wanderratte. Zu diesem Befund paßt gut die relativ stärkere

Ausbildung des Tractus olfactorius lateralis bei der Weißen Ratte, denn nach Cajal soll sich dieser Tractus aus den Axonen der Mitralzellen zusammensetzen. Eine höhere Zellzahl erfordert auch einen stärkeren ableitenden Querschnitt.

b) Der Bulbus accessorius (Bac)

Über den Bulbus accessorius, der nach Tabelle 3 eine nicht gesicherte aber wahrscheinliche Abnahme vom Wild- zum Haustier zeigt, läßt sich nur wenig sagen. Er erhält seine Fasern über den Nervus vomeronasalis vom Jakobsonschen Organ (Vomeronasalorgan) und gibt die Erregungen durch den Tractus olfactorius lateralis wahrscheinlich zum Mandelkern weiter (Herrick, 1921; McCotter, 1912, Obenchain 1925).

Die Größe des Bulbus accessorius ist nach Smith (1935) nicht abhängig von der des Bulbus olfactorius. Er fand bei verkümmerten Bulbi olfactorii mitunter besonders gut entwickelte Bulbi accessorii.

Die Verbindungen des Bulbus accessorius und die Ähnlichkeit in der Struktur mit dem Bulbus olfactorius machen wahrscheinlich, daß das Vomeronalsystem eine spezielle Differenzierung des olfaktorischen Systems ist. Da sich jedoch über die Funktion keine gesicherten Angaben machen lassen, kann zur funktionellen Bedeutung eventueller Unterschiede nicht Stellung genommen werden.

c) Regio retrobulbaris und x-Streifen

Unsere nach den Gesichtspunkten Roses (1926) abgegrenzte Regio retrobulbaris entspricht etwa dem Nucleus olfactorius anterior pars bulbaris nach Herrick (1910) bei Amphibien, jedoch umfaßt der Terminus nach Herrick wohl mehr als nur unsere Regio retrobulbaris. Er schließt auch Teile unserer Regio praepyramiformis mit ein. Der x-Streifen nach Popoff (1929) entspricht dem Nucleus olfactorius anterior pars externa nach Herrick¹.

¹ Gurdjian (1925) möchte die Regio retrobulbaris als eine wenig differenzierte Fortsetzung der basalen olfaktorischen Felder betrachtet wissen, eine Anschauung, der wir zustimmen müssen. Die von Rose (1926) durchgeführte Vereinigung mit dem Ammonshorn zum Holo-cortex II mag morphogenetisch gerechtfertigt sein, funktionell ist sie jedoch sehr abwegig, da dieses Gebiet funktionell zweifellos dem Lobus pyramiformis verwandt ist.

Über die Funktion der Regio retrobulbaris ist nicht Sicheres bekannt, doch läßt die Betrachtung der Bahnverbindungen dieser Region einige Folgerungen zu¹.

Der Tractus olfactorius lateralis tritt in seinem Verlauf zuerst mit der Regio retrobulbaris in Verbindung. Er gibt Fasern an diese ab, erhält aber auch welche von ihr, so daß er später aus direkten Bulbusfasern und solchen von der Regio retrobulbaris besteht. In seinem weiteren Verlauf nach hinten versorgt dieser Tractus die Regio praepyramiformis, das Tuberculum olfactorium und die Regio periamygdalaris.

Bei Bulbusreizung konnten Magoun, McKinley und Fox (1943) von diesen Regionen zwei negative Potentialschwankungen ableiten, von denen die 2. einige msec. nach der 1. auftrat und kleiner war. Möglicherweise sind diese zweigipfligen Potentialschwankungen auf die teilweise Zwischenschaltung der vom Bulbus kommenden Fasern in der Regio retrobulbaris zurückzuführen.

Die Regio retrobulbaris hat also möglicherweise die Aufgabe, einen Teil der in den Lobus pyriformis weiterverlaufenden olfactorischen Impulse zu beeinflussen. Weitere Afferenzen scheinen der Regio retrobulbaris aber nur über das mediale Vorderhirnbündel zuzufießen (Young, 1936), wenn man von jenen abseht, die durch die vordere Kommissur vom gleichen Feld der Gegenseite kommen. Das mediale Vorderhirnbündel steht nach Young mit dem Hypothalamus und dem Tegmentum des Mittelhirns in Verbindung, und es wäre eine interessante Denkmöglichkeit, daß schon hier am Beginn der wichtigsten Riechbahn (Tractus olf. lat.) viscerale Impulse die weiteren Erregungen beeinflussen könnten. Es wäre zu untersuchen, ob sich der 2. Gipfel der bei Bulbusreizung von den basalen olfactorischen Feldern ableitbaren Potentialschwankungen (s. oben) durch viscerale Reize beeinflussen läßt.

Nach Young (1936) steht das mediale Vorderhirnbündel mit der Regio retrobulbaris nicht nur zuleitend, sondern vor allem ableitend in Verbindung. Damit können die vom Bulbus kommenden olfactorischen Impulse unmittelbaren und schnellen Einfluß auf viscerale und motorische Zentren bekommen. Für Reflexreaktionen z. B. Fluchtreaktionen oder zur Herstellung eines Spannungszustandes, der eine sofortige Reaktion ermöglicht, erscheint mir diese mögliche Verbindung von hoher Wichtigkeit.

¹ Wir selbst haben keine Untersuchungen über Bahnverbindungen durchgeführt. Allgemein in die Literatur eingegangene Erkenntnisse werden ohne Autorenangabe gebracht.

Dafür spricht auch eine relative Zunahme dieser Region bei Gefangenschaftsfüchsen nach Befunden, die in Kürze veröffentlicht werden. Ich möchte also annehmen, daß die Regio retrobulbaris eine wichtige Rolle im reflektorischen Geschehen des Riechsystems spielt.

Aus der Tabelle 3 entnehmen wir, daß sowohl die Regio retrobulbaris als auch der x-Streifen, für den das oben Ausgeführte ebenfalls gilt, von der Wanderratte zur Weißen Ratte vollgesicherte relative Abnahmen erfahren.

Wenden wir obige Erörterungen auf diesen Befund an, so können wir folgern, daß bei der Weißen Ratte die für das Leben in freier Wildbahn lebenswichtigen Reflexzentren minder entwickelt sind. Das steht im Einklang mit weiter oben (S. 454) gemachten Ausführungen, daß der Geruch als Such- und Warnreiz bei der Weißen Ratte seine überragende Bedeutung verliert.

d) Regio praepyriformis (Prpy) und periamygdalaris (Pam)

Da sowohl die Regio praepyriformis als auch die Regio periamygdalaris keine relativen Größenunterschiede von der Wanderratte zur Weißen Ratte erkennen lassen, sollen sie der Vollständigkeit halber nur kurz erwähnt werden.

Über die Funktion dieser Regionen bestehen einige Vermutungen. Nach Ranson (1947) können hier die Riechimpulse mit anderen sensorischen Impulsen, die die Nahrungsaufnahme beeinflussen, kombiniert werden. Nach Allen (1941) vertrat Johnston die Ansicht, daß diese vorderen Gebiete des Palaeocortex und der corticale Mandelkern mit olfactorisch somatischen Korrelationen assoziiert seien, dagegen der mehr mediale Mandelkern mit olfactorisch gustatorischen Korrelationen¹. Nach Rioch und Brenner (1938) treten bei Reizung der Regio praepyriformis schnüffelnde Bewegungen auf. Diese Autoren folgern, daß die zentralen Vertretungen der Fütterungsreaktionen, die mit dem Geruch in Beziehung stehen, im vorderen Teil der basalen olfactorischen Hirnteile liegen.

Die relativen Anteile der Regio praepyriformis und Regio periamygdalaris am gesamten Allocortex sind bei Weißer und

¹ Johnston gliederte das Mandelkerngebiet in 2 Hauptgruppen, eine basolaterale und eine corticomediale. In unserer Regio periamygdalaris eingeschlossen sind die Oberflächen der corticomedialen Gruppe, zu der die beiden oben genannten Grisea gehören.

Wanderratte die gleichen (Tabelle 3). Wir können deswegen wesentliche Unterschiede in obigen Funktionen bei diesen beiden Formen nicht annehmen¹, aber andererseits darauf schließen, daß diese Gebiete Funktionen haben werden, die gleichermaßen für beide Formen wichtig sind. Die oben angedeuteten, dem Freßakt als solchen dienenden Funktionen würden sich dieser Forderung durchaus einpassen.

e) *Tuberculum olfactorium* (Tol)

Nicht alle Teile des *Tuberculum olfactorium* erhalten olfaktorische Impulse durch den *Tractus olfactorius lateralis* (Beccari, 1910, zit. nach Fox, 1940; Le Gros Clark und Meyer, 1947; Meyer und Allison, 1949), sondern in erster Linie die vorderen und lateralen Gebiete, die der Unterregion Tol₁ nach Rose entsprechen. Bei Affen ist dieses Gebiet rudimentär, so daß nach Meyer und Allison zumindest bei diesen Tieren das *Tuberculum olfactorium* an der Riechfunktion nur in begrenztem Maße teilnimmt und seine ganze beträchtliche Größe offensichtlich eine Folge der relativen Vergrößerung der nichtolfaktorischen Gebiete ist. Bei der Ratte umfaßt nach der bildlichen Darstellung von Popoff (1929) das Gebiet Tol₁ etwa $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ des gesamten *Tuberculum olfactorium* und liegt ebenfalls vor allem lateral und rostral. Wir können wohl annehmen, daß auch bei der Ratte vor allem dieses Gebiet olfaktorische Fasern erhält.

Edinger (1908) brachte das *Tuberculum olfactorium* mit seinem sog. Oralsinn in Verbindung, und zwar soll diese Region das Zentrum dieses Sinnes sein. In dieses Zentrum sollen nicht nur olfaktorische Impulse gelangen, sondern auch trigeminale u. a., und Edinger nimmt an, daß dieses Zentrum besonders mit den Reflexen der Nahrungsaufnahme einschließlich Geruch, Berührung, Geschmack und der Muskelsensibilität in Beziehung steht. Scharf gegen diese Annahme wendet sich Elliot Smith (1909), der das *Tuberculum olfactorium* für ein ausschließlich olfaktorisches Zentrum hält, welches direkt mit dem Bulbus verbunden ist. Nach oben Gesagtem trifft diese Annahme höchstens für Teile dieses Gebietes zu. Nach Rioch und Brenner (1938) bewirkt Reizung des *Tuberculum olfactorium* unregelmäßiges

¹ Die weiter oben herausgestellte Abnahme der Hirngröße in der Domestikation (9—10%) ist natürlich mit einer Abnahme der absoluten Felderoberflächen verbunden, doch ist diese gering. Die bei Weißer und Wanderratte gleichen relativen Anteile besagen, daß dieses Gebiet im selben Tempo abnimmt wie die Gesamtoberfläche des Gehirns bzw. Allocortex.

Schlucken und Lecken der Lippen sowie Zungen- und Mundbewegungen. Gelegentlich wurde auch eine Beeinflussung der Atmung und Erbrechen festgestellt.

Beim Tuberculum olfactorium war nach Tabelle 3 eine schwach gesicherte Zunahme von der Wanderratte zur Weißen Ratte zu verzeichnen. Dieses Zentrum scheint somit eine Funktion zu haben, die auch für die Weiße Ratte recht wichtig ist. Ehe eine endgültige Stellungnahme zu den vorhandenen Unterschieden möglich ist, müßte in einer feineren Analyse geklärt werden, ob die relative Zunahme auf die mehr olfactorischen oder auf die stärker von andern Systemen beeinflussten Teile des Tuberculum olfact. zurückzuführen ist.

Den bisher besprochenen Regionen gemeinsam war der direkte Zustrom olf. Impulse vom Bulbus olf. Die nun folgenden medialen Allocortexfelder (Septum pellucidum und Regio diagonalis) erhalten keinen solchen Zustrom (Cajal, 1911; Fox, 1940; Le Gros Clark und Meyer, 1947; Meyer und Allison, 1949; Rose und Woolsey, 1943 und Fox, McKinley und Magoun, 1944), und sie nehmen damit im Rahmen des gesamten olfact. Systems eine grundsätzlich andere Stellung ein. Die Faserverbindungen dieser Gebiete sind außerordentlich komplex und konnten bisher nicht völlig analysiert werden.

f) Septum pellucidum (Spell)

Das von mir ausgemessene Septum pellucidum entspricht der medialen Oberfläche des Nucleus septalis medialis des Schrifttums, solange dieser Kern eine der Sagittalebene zugewandte freie Lamina zonalis hat. In mehr caudalen Schnitten ziehen sich die Graumassen von der freien Oberfläche zurück und werden subcortical.

Das Septum erhält keine direkten olf. Impulse, sondern nur modifizierte vom Tuberculum olf. und von der Regio periamygdalaris und Impulse anderer Art, z. B. vom Hippocampus. Nach Crosbys Studien (1917) am Alligator dient das Septum als Schaltstation für Impulse, die zwischen Hypothalamus und Hippocampus verlaufen. Jedoch sind nach Fox (1940) die Septalkerne mehr als bloße Wegstationen für Fornixfasern.

Wir entnehmen der Tabelle 3, daß die Anteile der von uns ausgemessenen Oberfläche am gesamten Allocortex bei Weißer und Wanderratte übereinstimmen. So gilt das gleiche wie für die Regio praepyriformis und periamygdalaris auf S. 458 in der Fußnote Gesagte.

g) Regio diagonalis (Diag), diagonales Band Brocas

Die Regio diagonalis ist kein Rindenzentrum im üblichen Sinne, sondern eine Faserbahn mit begleitenden Zellmassen. Sie enthält Fornixfasern, Fasern von der Septalregion und nach Jeserich (1945) auch vom Tuberculum olfactorium. Die Fasern gehen mit den begleitenden Zellen synaptische Verbindungen ein und endigen im Lobus pyriformis hauptsächlich in den Gebieten der Regio periamygdalaris, daneben nach Jeserich aber auch im Globus pallidus und Nucleus supraopticus und nach Fox (1940) im Globus pallidus und Nucleus accumbens. Weiterhin soll nach Young (1936), Jeserich (1945) und Fox (1940) das diagonale Band auch Fasern zum medialen Vorderhirnbündel beisteuern.

Ich bin der Überzeugung, daß das diagonale Band auf Grund seiner Verbindungen wenig mit dem olfaktorischen System im engeren Sinne zu tun hat. Die Hauptquellen seiner Fasern, Septalregion und Hippocampus, erhalten keine direkten olfaktorischen Impulse. Wir möchten deswegen auf Grund der Verbindungen der Regio diagonalis mit dem Hippocampus mit Brodal (1947) eher annehmen, daß über die Diagonalis den basalen olfaktorischen Zentren Impulse zugeführt werden, die in der Lage sind, olfaktorische Reflexe zu beeinflussen, diese anzuregen oder zu hemmen.

Betrachten wir nach diesen Erwägungen den relativen Anteil der Diagonalis am gesamten Allocortex (Tabelle 3), so stellen wir eine gut gesicherte Zunahme von der Wanderratte zur Weißen Ratte fest. Können wir nun darauf schließen, daß Hemmungen und Bahnungen beim Haustier oder Käfigtier eine größere Rolle spielen als beim Wildtier? Beim Hund wäre diese Frage ohne weiteres zu bejahen. Vor allem die Hemmungen sind bei diesem Haustier ja extrem stark ausgeprägt. Ob dies auch für die Ratte zutrifft, vermag ich nicht zu entscheiden.

Aber eine andere von funktionellen Gesichtspunkten völlig unabhängige Möglichkeit der Erklärung für die Größenzunahme der Diagonalis bei der Weißen Ratte möchte ich nicht übergehen. Wir konnten ja feststellen, daß die Gehirne der Weißen Ratten schlanker waren als die der Wanderratten, und es liegt nun durchaus im Bereich der Möglichkeiten, daß diese Region, die ja in erster Linie ein von Zellen begleitetes Faserbündel darstellt, eine mechanisch bedingte Streckung erfährt. Über die funktionelle Größe dieser Region würden eher Zellzählungen Aufschluß geben.

Ebenfalls keine direkten olfaktorischen Impulse erhält der caudale Teil des Lobus pyriformis, die

h) Regio entorhinalis (e)

Dafür sprechen die Befunde von Cajal (1911), Gurdjian (1925), Le Gros Clark und Meyer (1947), Meyer und Allison (1949), Brodal (1947), Adey und Meyer (1952) und Fox, McKinley und Magoun (1944).

Ergab sich schon bei Teilgebieten des Tuberculum olfactorium, daß bei einer Rückbildung des olfactorischen Systems (die meist mit einer phylogenetischen Höherentwicklung verbunden ist) nicht alle Teile gleichmäßig reduziert werden, sondern manche relativ zunehmen, so lernen wir jetzt in der Regio entorhinalis ein Gebiet kennen, welches nach Rose (1926) sogar absolut beim Menschen am größten ist. Bei den sich relativ vergrößernden Gebieten des Tuberculum olfactorium schlossen Meyer und Allison (1949) auf eine nichtolfactorische Funktion. Auch für die Regio entorhinalis erhebt sich die Frage, inwiefern sie überhaupt mit olfactorischen Funktionen in Verbindung gebracht werden kann. Vor allem Brodal (1947) setzt sich mit diesem Problem auseinander.

Olfactorische Impulse erreichen nach Lorente de No (1933, 1934) die Regio entorhinalis nur über Assoziationsfasern von anderen Zentren des Lobus pyriformis (Prpy, Pam). Wenig ist jedoch über diese Assoziationsverbindungen bekannt, und nach neueren Untersuchungen von Adey und Meyer (1952) bestehen diese Verbindungen bei Affen nicht. Es bleibt also fraglich, ob die Regio entorhinalis überhaupt irgendwelche Beziehungen zum olfactorischen System hat. Nach Brodal (1947) wird die Regio entorhinalis nicht nur durch tertiäre olfactorische Impulse erregt, sondern auch durch solche, die neocorticalen Ursprungs sind und in erster Linie wohl von der Rinde des Temporallappens kommen. So dient die Entorhinalis nach Brodal hauptsächlich der Assoziation und Integration von olfactorischen mit anderen corticalen Impulsen und möglicherweise auch der feineren Analyse und Interpretation olfactorischer Empfindungen. Die Entorhinalis ist nach Brodal also zumindest teilweise ein Riechzentrum höherer Ordnung, ein olfactorisches Assoziationszentrum. Betrachten wir unter diesen Gesichtspunkten unsere Messungen an diesem Feld, so dürfen wir auf eine relativ bessere Assoziationsfähigkeit der Weißen Ratte schließen, da die Entorhinalis nach Tabelle 3 eine gesicherte relative Oberflächenzunahme von der Wanderratte zur Weißen Ratte zeigt. Nach den Untersuchungen von Klatt (1921) zeigt auch der Haushund eine allgemeine Zunahme der Assoziationszentren in der Domestikation. Bei diesem Tier, welches

ja weitgehend auf psychische Eigenschaften gezüchtet wird, ist diese Erscheinung verständlich. Da sie im Isocortex aber auch für ein so extremes Stalltier, wie es das Schwein ist, zuzutreffen scheint (Stephan, 1951), sind wir nicht überrascht, auch hier im Allocortex der Weißen Ratte der gleichen Erscheinung zu begegnen. Wir möchten hierin eine allgemeine Domestikationserscheinung sehen.

Es bleibt nach den Untersuchungen von Adey und Meyer (1952) jedoch fraglich, ob die Entorhinalis überhaupt Beziehungen zum olfactorischen System hat. Vor einer endgültigen Stellungnahme müssen weitere Untersuchungen, vor allem an niederen Säugern, abgewartet werden.

Zum Typ II des Schizocortex (nach Popoff, 1929) gehören u. a. die Regio praesubicularis und parasubicularis. Nach Cajal (1911) soll das Praesubiculum ein olfactorisches Assoziationsfeld darstellen. Da dieser Typ nach Tabelle 3 keine Unterschiede bei Wanderratten und Weißen Ratten zeigt, sollte er nur der Vollständigkeit halber erwähnt sein.

1) Die Ammonshornformation (Formatio Cornu ammonis, Hippocampus)

Zu dieser Formation gehören nach Rose (1926) das Ammonshorn (CA), die Fascia dentata (FD), die Taenia tecta (Tt) und das Subiculum (Sub).

Die afferenten Fasern zum Hippocampus kommen nach Cajal (1911) von drei Quellen. Die überwiegende Mehrzahl kommt von der Regio entorhinalis des Lobus pyriformis (später von Lorente de No, 1933, 1934 verifiziert), wahrscheinlich hauptsächlich vom lateralen Teil. Zum zweiten kommen Fasern durch die supracallosalen Striae und drittens durch das Cingulum. Jede der zuleitenden Faserbahnen versorgt nach Lorente de No (1934) einen gesonderten Teil des Ammonshorns mit einem gewissen Überlagerungsgrad. Nach Brodal (1947) erhält der Hippocampus auf keinem dieser Wege olfactorische Impulse.

Die einzige vom Hippocampus ableitende Bahn ist der Fornix. Der ganze Fornix ist im Hinblick auf den Hippocampus efferent. Die Hauptmasse der Fornixfasern geht zum Corpus mammillare, dann aber auch zur Septalregion, zur praeoptischen Region, zur Habenula und zum Hypothalamus.

Nach Rose (1926) zeigt neben der Entorhinalis auch der Hippocampus eine zunehmende Differenzierung in der aufsteigenden Säugerreihe. Die Entwicklung des Hippocampus entspricht nicht der Ausbildung des Geruchssinnes. So hat z. B. der Mensch einen im Verhältnis zum Allocortex recht großen Hippocampus, wie

sich aus Messungen Stella R o s e s ergibt. M. R o s e vermutet dann auch auf Grund dieser starken Oberflächenausdehnung für das Ammonshorn eine andere als olfactorische Funktion.

Auch wenn in Lehrbüchern immer noch der Hippocampus und das Fornixsystem als Teile des Geruchssystems betrachtet werden, so ist heute wohl nicht mehr daran zu zweifeln, daß die Beziehungen dieser Gebiete zum Geruchssinn nur sehr lockerer Art sein können. Brodal (1947) hat das im einzelnen ausführlicher begründet.

Nach Brodal soll der Hippocampus eine Struktur mit rein effektorischer Funktion sein, die hauptsächlich durch Impulse von der Entorhinalis in Tätigkeit gesetzt wird. Er nimmt an, daß der Hippocampus bis zu einem gewissen Grade als corticale Struktur, die zur Regulation der autonomen Aktivität beiträgt, betrachtet werden kann. Papez (1937) meint, daß der Hippocampus bei den Gemütsbewegungen eine Rolle spielt, und zwar soll er corticale Impulse leiten, die an Gefühlsprozessen im Gyrus cingularis teilnehmen. Die Beobachtungen von Klüver und Bucy (1939) an Affen, bei denen beide Temporallappen abgetragen wurden, scheinen die Schlüsse von Papez zu stützen. Änderungen in Gemütsäußerungen sind die hervortretendsten Symptome, wenn der Hippocampus in die Exstirpation eingeschlossen wurde. Tilney (1932) (nach Elsberg, 1935), sieht in Hippocampus den corticalen Repräsentanten der vegetativen Funktionen.

Unsere Oberflächenmessungen ergeben, daß die Ammonsformation in ihren relativen Anteilen bei Weißer und Wanderratte gleich groß ist. In den Teilregionen CA, FD und Sub treten keinerlei Unterschiede auf, während die Taenia tecta eine schwach gesicherte Abnahme erfährt. Abgesehen davon, daß die Taenia tecta besonders in ihren rostralen Teilen wahrscheinlich eine andere Funktion hat als der typische Hippocampus, könnten diese Unterschiede leicht auf morphologische Einflüsse zurückzuführen sein, denn die Taenia tecta liegt als langes schmales Band dem Balken auf.

Nach der Größe des Hippocampus zu urteilen, erfahren seine Funktionen von der Wanderratte zur Weißen Ratte keine bemerkenswerten Veränderungen. Hinsichtlich der Veränderungen der absoluten Oberflächen gilt das auf S. 458 für Prpy und Pam Gesagte.

Da das große Gebiet der Ammonsformation funktionell nicht zum Riechhirn gehörig erscheint, müßten wir eigentlich die relativen Anteile der anderen Gebiete am Allocortex ohne diese Formation erneut berechnen. Dies würde jedoch die aufgezeigten Unterschiede nicht im mindesten beeinflussen, da die Ammonsformation bei beiden Formen relativ völlig gleich ist (36,20 gegen 36,10%). Wir können deshalb auf diese Umrechnung verzichten.

VI. Die Längsverschiebungen der Einzelregionen

Zum Riechhirn im engeren Sinne sind nach obigen Ausführungen eigentlich nur die Bulbus olf. und die basalen olfactorischen Felder (Rb, Prpy, Pam und Tol) zu rechnen. Als mögliches olfactorisches Assoziationszentrum tritt noch die Entorhinalis hinzu, während die sog. medialen olfactorischen Zentren (Spell und Diag) nur bedingt zum eigentlichen Riechsystem gerechnet werden dürfen.

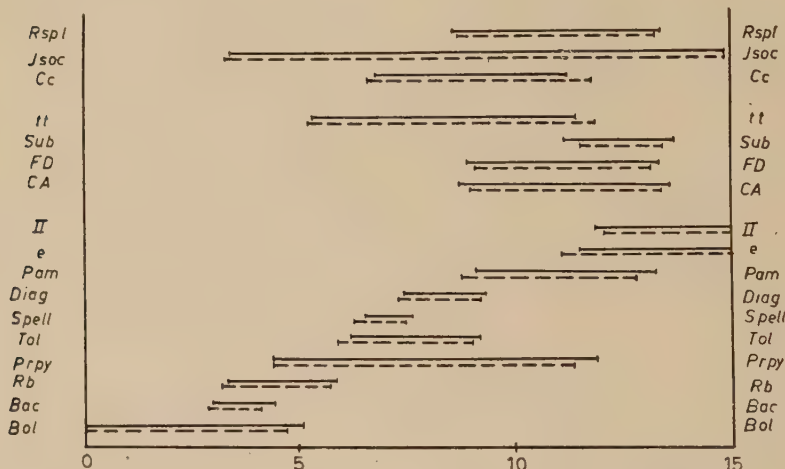


Abb. 7. Lage und Ausdehnung der Cortexregionen in Beziehung zur Hemisphärenlänge (Anfang Bulbus olfactorius bis Occipitalpol). Ausgezogene Linien: Wanderratte, gestrichelte Linien: Weiße Ratte

Betrachten wir nun die basalen olfactorischen Zentren auf ihre Oberflächenveränderungen von der Wanderratte zur Weißen Ratte hin, so fällt auf, daß die Retrobularis als rostralstes Cortexfeld eine deutliche Abnahme, die Entorhinalis als caudalstes dagegen eine deutliche relative Zunahme erfährt. Der ganze medio-basale Allocortex wird dadurch bei der Weißen Ratte gewissermaßen nach vorn verschoben. Dabei beteiligen sich alle die oben genannten Felder, auch das Septum pellucidum und die Regio diagonalis, aber auch nur diese. Alle anderen nicht olfactorischen Regionen, wie alle Teile des Hippocampus und der Isocortex werden von dieser Verschiebung nicht betroffen (Abb. 7). Diese morphologische Verlagerung allocorticaler Regionen spricht für die Richtigkeit der von uns aufgedeckten relativen Größenveränderungen innerhalb des Allocortex bei Weißen und Wanderratten.

VII. Theoretische Erörterungen

Durch eine Synthese unserer quantitativen Messungen der Einzelregionen des Allocortex mit der möglichen funktionellen Bedeutung dieser Gebiete ließ sich ein Einblick schaffen in die Veränderungen, die das Riechsystem von der Wanderratte zur Weißen Ratte erfährt. Es gibt sich dabei, daß die frontalsten Riechhirngebiete wie die Regio retrobulbaris und der x-Streifen am stärksten abnehmen. Diese Gebiete nehmen einen Teil der vom Bulbus ausgehenden Reize unmittelbar auf und ich möchte annehmen, daß es sich um reflexauslösende Zentren handelt. Wahrscheinlich dienen sie auch zur Herstellung eines Spannungszustandes, der eine sofortige Reaktion des Tieres nach Wahrnehmung des Riechreizes, zum Beispiel in Form einer Fluchtreaktion, ermöglicht. Dafür sprechen auch meine noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen an Gefangenschaftsfüchsen. Die mittleren der basalen olfactorischen Zentren zeigen keine bemerkenswerten Veränderungen, während das caudalste Gebiet des Lobus pyriformis, die Regio entorhinalis, eine deutliche Zunahme von der Wanderratte zur Weißen Ratte zeigt. Dieses Gebiet ist nach Brodal (1947) wahrscheinlich als olfactorisches Assoziationszentrum anzusehen, so daß der Gedanke naheliegt, daß in der assoziativen Verarbeitung von Gerüchen die Weiße Ratte der Wanderratte gleichwertig, wenn nicht gar überlegen ist.

Klatt (1921) kam bei seinen Untersuchungen an Hirnen von Hunden zu dem generalisierenden Schluß: Abnahme der Projektionsgebiete, Zunahme der Assoziationsgebiete vom Wild- zum Haushund. In meinen Untersuchungen am Isocortex von Schweinehirnen (Stephan, 1951) kam ich zu prinzipiell dem gleichen Ergebnis, und auch hier läßt sich dieser Schluß erneut bestätigen. Es wird somit wahrscheinlich, daß diese Änderungstendenz des Gehirns in der Domestikation allgemeinerer Natur und somit als echte Domestikationserscheinung zu werten ist.

Welche Ursachen für diese Veränderungen anzunehmen sind, ob sie z. B. durch modifikatorische Einflüsse der Umwelt auf das Zentralnervensystem entstehen, oder durch Mutationen, die der Mensch ihrer „Haustiertauglichkeit“ wegen ausliest und bewußt weiterzüchtet, läßt sich noch nicht sagen. Um der Lösung dieses Problems näherzukommen, wurden die Gehirne von Wild- und Gefangenschaftsfüchsen, die mir Herr Prof. Klatt, Hamburg,

freundlichst zur Verfügung stellte, untersucht. Danach scheinen durch modifikatorische Einflüsse ausgelöste Hirnveränderungen eine nicht unbedeutende Rolle zu spielen. Diese Untersuchungen werden demnächst veröffentlicht.

VIII. Ergebnisse

1. Die Oberflächen der Regionen des Allocortex wurden bei den Gehirnen von 8 Wanderratten (*Epimys norvegicus*) und 10 Weißen Ratten (*Epimys norvegicus* var. *alba*) ausgemessen und verglichen.
2. Die relativen Anteile von Isocortex und Allocortex am Gesamtcortex sind bei beiden Formen gleich. Dabei nimmt der Allocortex mit etwa 54% die absolut größere Oberfläche ein.
3. Von den Regionen des Allocortex nehmen das Tuberculum olfactorium, die Regio diagonalis und die Regio entorhinalis relativ zu, während der Bulbus accessorius, die Regio retrobulbaris, der x-Streifen und die Taenia tecta eine relative Abnahme erfahren. Diese Befunde werden nach Erörterung der möglichen Funktionen dieser Gebiete ausgewertet.
4. Der Bulbus olfactorius reduziert offenbar bei der Weißen Ratte seine Mechanismen zur Verstärkung und Summation der ankommenden Impulse. Damit im Zusammenhang ist zu vermuten, daß die Wanderratte eine feinere Witterung hat. Die Regio retrobulbaris (wahrscheinlich ein Reflexzentrum) verliert an relativer Größe, während die Regio entorhinalis gewinnt. Letztere wird als olfactorisches Assoziationszentrum angesehen. Die von Klatt (1921) vertretene Ansicht über Abnahme der Projektionszentren und Zunahme der Assoziationszentren in der Domestikation wird unterstrichen.
5. Die basalen Riechhirnteile werden bei der Weißen Ratte im Zusammenhang mit den relativen Größenveränderungen deutlich nach rostral verschoben.
6. Nicht der Riechfunktion dienende Allocortexteile sind die Regionen des Hippocampus. Brodal (1947) bringt sie mit der Regulation der autonomen Aktivität in Zusammenhang. Diese Gebiete zeigen keine relativen Größenunterschiede.

Zusammenfassung

Die Zusammensetzung der Oberfläche des Allocortex aus Einzelfeldern bei den Gehirnen von Wanderratten und Weißen Ratten ist im Durchschnitt verschieden. Die Zentren, die die Geruchsreize aufnehmen, werden relativ kleiner, die olfaktorischen Assoziationszentren relativ größer. Damit in Zusammenhang werden die basalen olfaktorischen Zentren nach rostral verschoben.

Auch die Veränderungen im Bulbus olfactorius sprechen für eine Abnahme des olfaktorischen Wahrnehmungsvermögens der Weißen Ratte.

Резюме

Состоящая из отдельных полей поверхность аллокортекса имеет различный вид у мозга странств. и белой крыс. Центры, воспринимающие обоняние, сравнительно меньше, в противовес чему ольфакторические ассоциационные центры значительно больше развиты. В связи с этим основные ольфакторические центры перемещаются в сторону.

Изменение ольфакторического бульбуса также доказывает уменьшение способности восприятия у белой крысы.

Summary

The arrangement of the single fields on the surface of the Allocortex in the brains of brown rats differs, in general, from that of white rats. The centres receiving the olfactory stimuli relatively decrease, the olfactory association centres relatively increase. In connection therewith, the basal olfactory centres are displaced in rostral direction.

The changes in the Bulbus olfactorius, too, suggest a decreasing olfactory perceptivity of the white rat.

Résumé

L'arrangement des régions singulières de la surface de l'Allocortex aux cerveaux des surmulots diffère, en général, de celui du rat blanc. Les centres recevant les stimulus olfactifs diminuent relativement, les centres d'association olfactifs agrandissent relativement. Par rapport à ce change, les centres olfactifs basaux sont déplacés rostralement.

Les changes dans le Bulbus olfactorius, eux-aussi, soutiennent une diminution de la faculté de perception olfactive du rat blanc.

IX. Schrifttum

Adey, W. R. und Meyer, M.: Hippocampal and hypothalamic connexions of the temporal lobe in the monkey. *Brain* **75** (1952) 358 bis 383. — Allen, W. F.: Effect of ablating the pyriform-amygdaloid areas and hippocampi on positive and negative olfactory reflexes and on conditioned olfactory differentiation. *Amer. J. Physiol.* **132** (1941) 81—92. — Ariens Kappers, C. U.: The influence of the cephalisation coefficient and body size upon the form of the forebrain in mammals. *Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Proceedings* **31** (1928) 65—80. — Ariens Kappers, C. U., G. C. Huber und Crosby, E. C.: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man (1936). The Macmillan Co., New York. — Brodal, A.: The hippocampus and the sense of smell. A review. *Brain* **70** (1947a) 179—222. — Ders.: The amygdaloid nucleus in the rat. *J. Comp. Neur.* **87** (1947b) 1—16. — Ders.: The origin of the fibers of the anterior commissure in the rat; experimental studies. *J. Comp. Neur.* **88** (1948) 157—205. — Brodmann, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig 1909, Johann Ambrosius Barth. — Cajal, Ramon y: La corteza olfactiva del hombre y mamiferos. *Trab. Labor. Invest. biol. Univ. Madr.* **1** (1902). — Ders.: Histologie du systeme nerveux. Teil 2. A. Maloine, Paris 1911. — Clark, W. E., Le Gros und Meyer, M.: The terminal connections of the olfactory tract in the rabbit. *Brain* **70** (1947) 304—328. — Coupin, F.: Le développement comparé du cerveau chez l'homme et chez les singes. *Revue scientifique* 1926. — Crosby, E. C.: The forebrain of Alligator mississippiensis. *J. Comp. Neur.* **27** (1917) 325—402. — Donaldson, H. H.: The rat. Data and reference tables. *Memoirs of the Wistar-Institute of Anatomy and Biology* 2. Auflage **6** Philadelphia 1924. — Donaldson, H. H. und Sh. Hatai: On the weight of the parts of the brain on the percentage of water in them according to brain weight and to age in albino and wild norway rats. *J. Comp. Neur.* **53** (1931) 263—307. — Edinger, L.: Über die dem Oralsinne dienenden Apparate am Gehirn der Säuger. 2. Jahresvers. Ges. Dtsch. Nervenärzte, (1908) 151—160. — Elsberg, C. A. und Mitarbeiter: The sense of smell I—XIII, *Bull. Neurol. Inst.* **4** New York 1935. — Fox, C. A.: Certain basal telencephalic centers in the cat. *J. Comp. Neur.* **72** (1940) 1—62. — Fox, C. A., Fisher, R. R. und Desalva, S. J.: The distribution of the anterior commissure in the monkey (*Macaca mulatta*). *J. Comp. Neur.* **89** (1948) 245—277. — Fox, C. A., McKinley, W. A. und Magoun, H. W.: An oscillographic study of olfactory system of cats. *J. Neurophysiol.* **7** (1944) 1—16. — Fox, C. A. und Schmitz, J. T.: A marchi study of the distribution of the anterior commissure in the cat. *J. Comp. Neur.* **79** (1943) 297—314. — Glees, P.: Terminal degeneration within the central nervous system as studied by a new silver method. *J. Neuropathol. Exp. Neurol.* **5** (1946) 49—59. — Gurdjian, E. S.: Olfactory connections of the albino rat with special reference to the stria medullaris and anterior commissure. *J. Comp. Neur.* **38** (1925) 127—163. — Henneberg, R.: Messung der Oberflächenausdehnung

der Großhirnrinde. *J. Psychol. u. Neur.* **17** (1910/11) 144—158. — Herre, W.: Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Hausschweinen. *Verh. deutsch. Zool. Ges.* (1936) 200—211. — Herre, W. und Stephan, H.: Zur postnatalen Morphogenese der Hirne verschiedener Hunderassen (im Druck) (1954). — Herrick, C. J.: The connections of the vomeronasal nerve, the accessory olfactory bulb and the amygdala in amphibia. *J. Comp. Neur.* **33** (1921) 213—280. — Ders.: The functions of the olfactory parts of the cerebral cortex. *Proc. Nat. Acad. Sci., Washington* **19** (1933) 7—14. — Heß, W. R. und Müller, H. R.: *Helv. Physiol. Acta* **4** (1946) 339. (Zitiert nach Meyer und Allison 1949.) — Humphrey, T.: The telencephalon of the bat. I. The noncortical nuclear masses and certain pertinent fiber connections. *J. Comp. Neur.* **65** (1936) 603—711. — Jeserich, M. W.: The nuclear pattern and the fiber connections of certain non-cortical areas of the telencephalon of the mink. *J. Comp. Neur.* **83** (1945) 173—211. — Klatt, B.: Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. *Bibliotheca genetica* **2** (1921) Leipzig. — Klüver, H. und P. C. Bucy: Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. *Arch. Neur. Psychiat.* **42** (1939) 979—1000. — Kreiner, G.: Bulbus olfactorius der Weißen Ratte. *Z. Anat.* **102** (1933) 232—245. — Ders.: Die Commissura anterior der Weißen Ratte. *Myeloarchitektonik und Topographie. Z. Anat.* **106** (1936) 666—670. — Krieg, W. J. S.: Connections of the cerebral cortex. I. The albino rat. C. Extrinsic connections. *J. Comp. Neur.* **86** (1947) 267—394. — Krueg, J.: Über die Furchung der Großhirnrinde der Ungulaten. *Z. wiss. Zool.* **31** (1878). — Lashley, K. S. und Sperry, R. W.: Olfactory discrimination after destruction of the anterior thalamic nuclei. *Amer. J. Physiol.* **139** (1943) 446—450. Löwenthal, N.: Über das Riechhirn der Säugetiere. 69. Vers. Dtsch. Naturforscher und Ärzte, Braunschweig 1897. — Loo, Y. T.: The forebrain of the opossum, *Didelphis virginiana*. 2. Teil. *J. Comp. Neur.* **52** (1931) 1—148. — Lorente de No, R.: Studies on the structure of the cerebral cortex. *J. Psychol. u. Neurol.* **45** (1933) 381—438. — Ders.: Studies on the structure of the cerebral cortex. II. Continuation of the study of the Ammonic system. *J. Psychol. u. Neurol.* **46** (1934) 113—177. — Mac Cotter, R. E.: The connections of the vomeronasal nerve with the accessory olfactory bulb in the opossum and other mammals. *Anat. Rec.* **6** (1912) 299—318. — Magoun, H. W., McKinley, W. A. und C. A. Fox: Conduction systems in the olfactory brain. *Anat. Rec.* **85** (1943) 327. — Meyer, M. und A. C. Allison: An experimental investigation of the connexions of the olfactory tracts in the monkey. *J. Neurol., Neurosurg. Psychiat.* **12** (1949) 274—286. — Obenchain, J. B.: The brain of the south american marsupials *Caenolestes* and *Orolestes*. *Field Mus. of Nat. Hist. Public* 224, Zool. Ser. 14, Chicago 1925. — Patau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Meßreihen. *Biol. Cbl.* **63** (1943) 152—168. — Papez, J. W.: A proposed mechanism of emotion. *Arch. Neur. and Psychiat.* **38** (1937) 725—743. — Popoff, I. und N.: Allocortex bei der Ratte (*Mus decumanus*). *J. Psychol. u. Neurol.* **39** (1929) 257—322. — Probst, M.: Zur Kenntnis des Faserverlaufs des Temporallappens, des Bulbus olfactorius, der

vorderen Kommissur und des Fornix nach entsprechenden Exstirpations- und Durchschneidungsversuchen. Arch. Anat. u. Physiol. (1901) 338—354. — Ranson, S. W.: The anatomy of the nervous system. W. B. Saunders Co., Philadelphia und London. 8. Aufl., bearbeitet von S. L. Clark (1947). — Rawiel, F.: Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. **110** (1939) 344—370. — Rioch, D. McK und Ch. Brenner: Experiments on the corpus striatum and rhinencephalon. J. Comp. Neur. **68** (1938) 491—507. — Rose, J. E. und C. N. Woolsey: Potential changes in the olfactory brain produced by electrical stimulation of the olfactory bulb. Fed. Proc. Soc. exp. Biol. **2** (1943) 42. — Rose, M.: Der Allocortex bei Tier und Mensch. 1. Teil. J. Psychol. u. Neurol. **34** (1926) 1—111. — Ders.: Die sog. Riechrinde beim Menschen und beim Affen. 2. Teil des Allocortex bei Tier und Mensch. J. Psychol. u. Neurol. **34** (1927) 261—401. — Ders.: Cytoarchitektonik und Myeloarchitektonik der Großhirnrinde. Im Handbuch der Neurologie, Band 1. Hrsg. Bumke-Foerster. Springer Berlin (1935) 588—778. — Rose, St.: Vergleichende Messungen im Allocortex bei Tier und Mensch. J. Psychol. u. Neur. **34** (1927) 250—255. — Simon, E.: Vordere und mittlere Schädelgrube bei Laboratoriums- und Haussäugetieren in Beziehung zum Basalen Neocortex. (Im Druck.) — Smith, C. G.: The change in volume of the olfactory and accessory olfactory bulbs of the albino rat during post-natal life. J. Comp. Neur. **61** (1935) 477—508. — Smith, G. E.: The tuberculum olfactorium. Anat. Anz. **34** (1909) 200—206. — Smith, L. A.: A comparison of the number of nerve cells in the olfactory bulbs of domesticated albino and wild norway rats. J. Comp. Neur. **45** (1928) 483—501. — Spatz, H.: Über Gegensätzlichkeit und Verknüpfung bei der Entwicklung von Zwischenhirn und „Basaler Rinde“. Allg. Z. Psychiatr. **125** (1949) 166—177. — Stephan, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren. I. Studien am Schwein und Schaf. Zool. Jb., Abt. Anat. **71** (1951) 487 bis 586. — Ders.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. III. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. Biol. Cbl. **73** (1954) 96—115. — Sugita, N.: Comparative studies on the growth of the cerebral cortex. J. Comp. Neur. **28** (1917) 295—510 u. 511—591. — Ders.: Comparative studies on the growth of the cerebral cortex. III. On the size and shape of the cerebrum in the norway rat and a comparison of these with the corresponding characters in albino rat. J. Comp. Neur. **29** (1918) 1—9. — Swann, H. G.: The function of the brain in olfaction. II. The results of destruction of olfactory and other nervous structures upon the discrimination of odors. J. Comp. Neur. **59** (1934) 175—201. — Ders.: The function of the brain in olfaction. The effect of large cortical lesions on olfactory discrimination. Amer. J. Physiol. **111** (1935) 257—262. — Tramer, M.: Studien zur Rindenstruktur und Oberflächengröße des Gehirns. Arbeiten aus dem Hirnanatomischen Inst. Zürich 1914. — Ders.: Über Messung und Entwicklung der Rindenoberfläche des menschlichen Großhirnes. Arbeiten aus dem Hirnanatomischen Inst. Zürich 1916. — Waldvogel, W.: Zur Physiologie der Com-

missura anterior und deren Umgebung. *Helv. Physiol. Acta* **3** (1945) 243—259. — Wallenberg, A.: Das basale Riechbündel des Kaninchens. *Anat. Anz.* **20** (1902) 175—187. — Young, M. W.: The nuclear pattern and fiber connections of the non-cortical centres of the telencephalon of the rabbit (*Lepus cuniculus*). *J. Comp. Neur.* **65** (1936) 295—401. — Ders.: Further studies on the interbulbar fibers. *Anat. Rec.* **82** (1942) 88.

Buchbesprechung

Hanns von Lengerken: Einführung in die Haustierkunde. (Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig, Leipzig 1952, 190 Seiten, 133 Abbildungen).

Dieses Buch will den Studierenden zugleich in die Anatomie, Physiologie und Abstammung der Haustiere einführen. So finden die anatomischen und physiologischen Gegebenheiten gemeinsam bei der Darstellung der Zellen, der Gewebe und der einzelnen, nebeneinander gestellten Organsysteme Besprechungen. Die zahlreichen, teils anderen Werken entnommenen Abbildungen, wie auch der übersichtliche Aufbau des Stoffes und die klare Sprache sind geeignet, den Studierenden an die Schwelle des anatomisch-physiologischen Geschehens im Tierkörper zu führen. Zur Erkennung des Tierkörpers als Ganzheit, die der Verfasser anstrebt, muß tiefer geschürft werden. Der Raum, auf dem die großen Wissenschaftsgebiete für die zahlreichen Tierarten dargestellt sind, müßte etwas erweitert und zahlreiche anatomisch-histologisch-embryologische Unstimmigkeiten, die hier nicht einzeln anzugeben sind, noch beseitigt werden. Das Buch wird dann zur Einführung in die Haustierkunde viele Freunde unter den Studierenden, aber auch unter den Tierbesitzern finden und diesen empfohlen werden können.

Richard Nickel, Hannover.

